ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 71

5

МАЙ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1986

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

УДК 581.4 : 582

Т. В. Шулькина

О ЗНАЧЕНИИ БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ В СИСТЕМАТИКЕ РАСТЕНИЙ

T. V. SHULKINA. ON THE SIGNIFICANCE OF BIOMORPHOLOGICAL CHARACTERS IN THE PLANT SYSTEMATICS

Характеристика жизненных форм травянистого растения охватывает большое число признаков надземных и подземных органов, а также различную степень их изменчивости. На примере исследования жизненных форм видов сем. *Campanulaceae* показано, что при изучении растений в онтогенезе можно выделить биоморфологические признаки, которые являются стабильными и общими для всех видов таксонов разных рангов, т. е. установить наличие корреляций между признаками жизненных форм и признаками репродуктивных органов. С другой стороны, показано, что сходство взрослых жизненных форм в пределах одного семейства и одного рода может быть результатом конвергенции и о родстве, следовательно, не свидетельствует. Онтоморфогенетические исследования 140 видов 26 родов сем. *Campanulaceae* установили необходимость пересмотра таксономической системы семейства S. Schönland (1889), для которой отмечена крайняя гетерогенность. Эти же данные позволили установить значительно большую естественность систем A. De Candolle и Ан. А. Федорова.

Одной из основных черт сегодняшней систематики является неуклонное возрастание роли признаков вегетативных органов, как это отмечают А. Л. Тахтаджян (1965), G. L. Stebbins (1974), P. Davis (1978). Казалось бы, роль жизненных форм, в характеристику которых входит бóльшая часть признаков внешней морфологии растения, соответственно должна возрастать как в таксономических классификациях, так и при филогенетических построениях. И действительно, в ряде работ, где параллельно изучали биоморфологические признаки и признаки репродуктивных органов, создана стройная система таксонов (Corner, 1949, 1954; Meusel, 1951; Голубев, 1965; Цвелев, 1974). Есть примеры, где эволюцию отдельного рода рассматривали на фоне эволюции жизненных форм составляющих его видов (Ehrendorfer, 1970; Kubitzki, 1977). Однако подобные работы скорее исключение, чем правило, и это побудило T. Böcher (1977 : 1) высказать сожаление о том, что эволюционисты и биосистематики «обсуждают процесс дифференциации и эволюции таксонов, но мало кто из них серьезно рассматривает происхождение жизненных форм». Существует мнение, что биоморфологические признаки «имеют совсем малое отношение к таксономии» (Davis, Heywood, 1963 : 146) и могут быть использованы для описания растений и при составлении ключей. Установлено, например, что один и тот же вид может быть представлен разными жизненными формами в пределах своего ареала. Отмечены случаи изменения жизненных форм растений при интродукции. С другой стороны, известны многочисленные примеры сходства жизненных форм у далеких в систематическом отношении видов (один из самых ярких примеров — кактусы и африканские молочаи), поэтому возможность определения родства по сходству жизненных форм кажется весьма спорной. В то же время способность изменяться наблюдали многократно у признаков репродуктивных органов (Heslop-Harrison, 1953; Daubenmire, 1959). Искусство работы систематика как раз и сводится к умению выбрать из всей массы признаков те, которые в данном таксоне, на данном этапе его развития оказываются наиболее стойкими.

Следовательно, для того чтобы использовать биоморфологические признаки для установления родства между видами, необходимо решение некоторых вопросов. Во-первых, нужно выяснить возможность выделения стабильных при-

знаков, свойственных всем видам определенного таксона и отличающих его от соседнего, что покажет наличие корреляции между биоморфологическими признаками и признаками репродуктивных органов. Константные признаки жизненных форм, вероятно, окажутся разными у различных таксонов, но ведь и систематики пользуются разными константными признаками репродуктивных органов и иногда даже для разграничения родов одного семейства. Во-вторых, нужно определить, каков ранг таксона, в пределах которого возможно конвергентное сходство жизненных форм. Могут ли быть сходные жизненные формы у видов, принадлежащих к одному семейству, одному роду? При этом необходимо прежде всего исследовать взрослые растения, с которыми обычно и работают систематики, но, кроме того, изучить онтогенез растений для определения природы сходства.

Объем признаков, входящих в понятие «жизненная форма», неоднократно обсуждался. По самому короткому афористичному определению И. Г. Серебрякова, «жизненная форма — есть общий габитус растения» (см.: Серебрякова, 1973). Из этого следует, что в жизненную форму входит совокупность вегетативных признаков растения, представленных побеговой и корневой системами. Такое понимание жизненных форм является широко признанным, но на практике, при описании древесных, с одной стороны, и травянистых — с другой, наблюдается явная несимметрия. Так, при выделении жизненных форм травянистых растений традиционно учитывают почти исключительно тип подземных органов, а древесные разделяют, наоборот, только по надземным, опуская характеристику подземных. Не вызывает сомнений, что описание жизненной формы травянистого растения должно включать не только структуры, существующие у растений во время неблагоприятного времени года, что, в частности, отражено в системе C. Raunkiaer (1937), но и структуры, развивающиеся в период активной жизнедеятельности. При этом объем признаков, входящих в понятие «жизненная форма», достаточно большой.

Многие авторы полагают, что в случаях отсутствия ясно выраженного соотношения между органами нельзя говорить о морфологических координациях. Считают, что такие органы относятся к разным корреляционным цепям и эволюция этих частей организма происходит относительно независимо. Выделяют 4 группы признаков, внутри которых корреляции тесные, а между членами разных групп — малые: 1-я — подземные органы, 2-я — надземные побеги, 3-ья — цветки, 4-я — плоды (Davis, Heywood, 1963 : 34). Признаки жизненных форм, таким образом, попадают в две разные группы. Однако фактически корреляционные отношения в растительном организме еще мало изучены, как это справедливо отмечали П. В. Терентьев (1959), В. М. Шмидт (1979) и K. Sporne (1980). По самой своей природе жизненные формы, отражающие контакт организма и среды, должны быть категорией изменчивой, и корреляции поэтому могут быть непрочными. Зоологи, например, показали, что в случаях, когда существующие корреляционные связи мешают необходимому изменению органа, вызванному давлением отбора, они могут разорваться (Шварц, 1974, 1980). Видимо, у представителей древних таксонов, переживших неоднократные и значительные изменения климата, многие корреляционные связи могли нарушиться. Ведь если бы они не обладали способностью изменяться, процесс эволюции был бы невозможен. Как отмечал И. И. Шмальгаузен (1968 : 333), «перестройка системы корреляции есть обязательное выражение процесса эволюции органических форм». Однако возникновение принципиально новых особенностей и новых корреляционных связей, по-видимому, существенно меняет отношение организма со средой. Вопросу «взаимосвязи биоморфологической и таксономической эволюции» посвящены статья и книга А. П. Хохрякова (1980, 1981), где обсуждаются эти проблемы на примере таксонов высоких рангов. В то же время известна бóльшая роль вегетативных признаков по сравнению с репродуктивными на более низких таксономических уровнях, что, по мнению Stebbins (1975), происходит именно в результате изменений корреляционных отношений, поэтому связи между признаками репродуктивных органов и признаками жизненных форм, по-видимому, перспективнее искать у таксонов рангом ниже семейства. В некоторых работах можно видеть доказательства наличия таких связей. Так, например, при анализе эволюционных отношений

жизненных форм в некоторых секциях рода *Poa* L. выделены признаки, свойственные всем видам одной секции (Серебрякова, 1974). Систематика и эволюция осок тесно связаны с биоморфами: как правило, в каждую секцию входят виды одной жизненной формы (Алексеев, 1976). Интересные результаты получены С. Н. Зиман (1980) при исследовании сем. *Ranunculaceae*.

Более подробно эта задача решалась на примере представителей сем. *Campanulaceae* s. str. (Shulkina, 1980), где определено следующее соотношение жизненных форм: 30 родов представлено почти исключительно многолетними травянистыми растениями, 15 родов полностью или частично составлены древовидными или полудревесными жизненными формами. Однолетники имеются в 11 родах, а в 4 есть травянистые лианы. Выяснилось, что каждая из этих крупных групп жизненных форм имеет представителей разных родов, разного родства (Шулькина, 1977, 1978). При более подробной классификации жизненных форм по системе Серебрякова (1962) оказалось, что в семействе имеются представители всех трех отделов и почти всех подклассов жизненных форм травянистых поликарпиков с побегами несуккулентного типа. Сопоставление групп жизненных форм с таксономическими не выявляет какой-либо зависимости, поскольку одни и те же жизненные формы встречаются в разных трибах системы, а в одной трибе — разные жизненные формы. Это справедливо для систем как A. De Candolle (1830, 1839), так и S. Schönland (1889) и Ан. А. Федорова (1957). Таксономическое единство не выявляется ни в крупных, ни в мелких подразделениях. Так, например, среди травянистых многолетних поликарпиков подкласс стержнекорневых растений включает представителей не только разных триб самой дробной системы семейства, предложенной Ан. Федоровым (1957), но и разных родов и разных секций и подсекций одного рода. Следовательно, пользуясь классификацией жизненных форм, базирующейся в основном на типе подземных органов, невозможно выявить в исследованном семействе какие-либо закономерности и корреляции с таксонами.

Применение онтогенетического метода позволило провести сравнение жизненных форм начиная с ранних этапов развития растения — с проростков и ювенильных фаз. Выяснилось, что при посеве все исследованные виды сем. *Campanulaceae* прорастают надземно, т. е. одинаково, но дальше в семействе могут развиваться проростки двух типов. У одних проростки имеют развитые гипокотиль и эпикотиль, а ювенильные растения — удлиненные междоузлия метамеров главного побега. В этой группе оказались виды *Canarina* L., *Codonopsis* Wall., *Cyananthus* Wall. ex Benth., *Legousia* Dur., *Leptocodon* Hook. fil., *Ostrowskia* Regel, *Platycodon* (Jacq.) DC., а также древовидные — *Azorina* (Wats.) Feer, *Musschia* Dum. У других растений эпикотиль укорочен, практически отсутствует, первые листья появляются непосредственно над семядолями. Эту группу составили виды большинства других родов. Для членов каждой группы характерно наличие еще ряда общих признаков. Так, видам первой, условно «безрозеточной», группы свойственны, во-первых, строгий годичный ритм, состоящий из периодов глубокого покоя и активной жизнедеятельности, и, во-вторых, симподиальный тип ветвления побеговой системы с первого года жизни. У видов второй, условно «розеточной», группы отмечены оба типа ветвления побеговой системы, различные варианты годичной ритмики, в том числе и такие, которые встречаются у взрослых растений видов первой группы.

Все указанные признаки принадлежат к вегетативной сфере, и такое деление семейства можно было бы признать случайным, по крайней мере не имеющим таксономического значения и не показывающим уровня организации, если бы не общность ряда других признаков. Прежде всего выяснилось, что видам, входящим в группу с розеточным типом проростка, свойственны поровые пыльцевые зерна, в то время как у растений с удлиненным типом проростка пыльцевые зерна бороздные или бороздно-поровые. Исключение составляют древовидные растения, у которых развиваются проростки с удлиненными междоузлиями и удлиненным эпикотилем, но пыльцевые зерна поровые. Исследования этих древовидных растений показали, что они являются «монстрами эволюции» — вторичными специализированными жизненными формами, предками которых были розеточные травы (Шулькина, 1984). Удлиненный побег, развивающийся в первый год жизни, у этих растений имеет вторичное происхожде-

ние. Еще одно исключение составляют виды рода *Legousia*, таксономическое положение которого неоднократно оспаривалось (McVaugh, 1948); у них отмечали признаки репродуктивной сферы, в частности строение коробочки, отличающие виды этого рода от других в трибе *Phyteumateae* (Федоров, 1957). Следовательно, несовпадение в данном случае говорит лишь о необходимости пересмотра таксономического положения рода *Legousia*. Несколько особняком стоит род *Wahlenbergia* Schrad. ex Roth, гетерогенный как по типам проростков, так и по другим признакам (Thulin, 1975). Следовательно, все исключения объяснимы.

Второе доказательство, подтверждающее неслучайный характер этого деления семейства по жизненным формам, выявляется при сопоставлении групп с таксономическими системами. В частности, деление семейства на трибы, предложенное A. De Candolle, которое главным образом основано на способе раскрытия коробочки, почти полностью совпадает с таковым, проведенным по сходству проростков («безрозеточные» и «розеточные»). Исключение на этот раз составляет несколько родов, виды которых имеют компактные головчатые соцветия, например виды рода *Jasione* L. Поскольку данные по строению соцветий свидетельствуют в пользу вторичности таких компактных соцветий в сем. *Campanulaceae*, вполне допустимо предположить, что и раскрывание коробочки сверху, а не снизу и сбоку — признак, возникший у данных видов вторично. Исследования по строению плодов, в частности рода *Edraianthus* A. DC., выполненные А. А. Колаковским (1979, 1982), полностью подтверждают это предположение и показывают, что строение коробочки у рода *Edraianthus* имеет много признаков, общих с коробочкой рода *Campanula*, т. е. принадлежат к розеточной группе. Показано также, что открывание коробочек сверху может быть обеспечено разными способами, разными механизмами (Колаковский, 1985). И вообще ясно, что открывание коробочки снизу или сбоку при таком строении соцветия исключило бы возможность диссеминации. В остальных исследованных случаях совпадения достаточно определенные. Как правило, у видов, коробочки которых раскрываются апикальными створками, ювенильные растения имеют развитый эпикотиль и удлиненные междоузлия. В этой же группе — *Ostrowskia* с необычным строением коробочки.

Анализ системы, предложенной Schönland (1889), выявляет в ней целый ряд противоречий. Оказалось, что таксоны, гетерогенные по типу проростка, гетерогенны также по строению апертуры пыльцевых зерен (Аветисян, 1967, 1973) и по строению плодов (Колаковский, 1985). Доказательства гетерогенности триб системы Schönland имеются в выводах серологических исследований (Чупов, Кутявина, 1983), исследований изоферментов эстераз (Борщенко и др., 1983), в данных по анатомическим признакам строения стелы (Шулькина, Зыков, 1980). Следовательно, гетерогенность триб системы Schönland по признаку строения проростков закономерна и подтверждает неестественность самой системы. В то же время значительное совпадение групп родов, выделенных по этому признаку, и триб, выделенных A. De Candolle по признакам репродуктивных органов, дает основание считать биоморфологический признак — тип строения проростков — радикалом триб. Этим же радикалом можно характеризовать трибы, выделенные во «Флоре СССР» Ан. А. Федоровым (1957). Несмотря на то что эта система значительно более дробная, каждая триба состоит из видов с одним типом проростка. Интересно отметить, что этот же признак оказался важным при выделении таксонов надродового уровня в семействах *Gesneriaceae* (Burtt, 1977) и *Sapotaceae* (Bokdam, 1977).

Выделение биоморфологического радикала позволило установить конвергентную природу сходства как некоторых репродуктивных органов (плодов), так и жизненных форм у видов неродственных родов. Таким примером может быть сходство жизненных форм взрослых растений видов родов *Adenophora* Fisch. и *Platycodon*. Род *Adenophora* входит в трибу *Campanuleae*, и, как у всех видов других родов трибы, у этих видов развиваются в начале онтогенеза побеги, имеющие метамеры с укороченными междоузлиями. Укороченные вегетативные побеги — розетки листьев — зимуют под снегом. В год цветения из центральной открытой почки отрастает удлиненный репродуктивный побег. В последующие годы растения развиваются уже по летне-зеленому феноритмо-

типу с продолжительным органическим покоем. Ежегодно отрастающий удлиненный побег в подземной, базальной части имеет 2—3 пары тесно сближенных катафиллов, т. е. редуцированную розетку листьев. Проростки *Platycodon grandiflorus* (Jacq.) A. DC. имеют развитый эпикотиль, а метамеры главного побега — удлиненные междоузлия. Осенью первого года удлиненный побег, не доходя до цветения, отмирает, и ветвление системы побегов симподиальное как в виргинильный, так и в генеративный периоды. У растений развивается стержневой корень, закрытые почки возобновления, расположенные в базальной части репродуктивных побегов, т. е. жизненные формы взрослых растений видов родов *Platycodon* и *Adenophora*, практически идентичны. Сказанное подтверждает положение, которое отстаивают систематики: сходство жизненных форм видов, даже принадлежащих к одному семейству, не может служить доказательством их родства.

Выяснилось, что, кроме конвергентного сходства жизненных форм далеких видов, в семействе есть сходство более глубокое. Близкие и идентичные жизненные формы с одинаковым при этом ходом онтоморфогенеза есть у видов, принадлежащих к разным трибам: *Phyteumateae* — с одной стороны, и *Campanuleae* — с другой. Видимо, сходство в данном случае может быть объяснено параллелизмом в развитии этих крупных сестринских групп.

Роды одной трибы характеризуются в основном признаками побеговой системы. Например, у всех родов, входящих в трибу *Campanuleae*, побеги взрослых цветущих растений развиваются как полурозеточные — это общий биоморфологический признак. Однако реализация этого общего признака у видов каждого рода имеет свои специфические черты. Так, у видов одного рода розетка листьев хорошо выражена как до цветения, так и во время его, у других — розетка ко времени цветения не сохраняется, у третьих — метамеры с укороченными междоузлиями и тесно сближенными катафиллами имеются лишь в базальной подземной части репродуктивного побега. Эти различия вместе с характеристикой подземных органов составляют биоморфологические радикалы родов. Такие радикалы не удалось выделить для самых крупных родов семейства — *Campanula* и *Wahlenbergia*.

Признаки подземных и надземных органов видов рода *Campanula* разнообразны, и общим признаком является лишь наличие укороченного розеточного побега на ранних этапах онтогенеза. Виды рода могут быть однолетниками, двулетниками и многолетниками, последних большинство и жизненные формы их разнообразны. Существующие системы рода (De Candolle, 1830, 1839; Boissier, 1875; Федоров Ан. А., 1957) были проанализированы с точки зрения сходства или различия жизненных форм видов, составляющих таксоны разного уровня. Выяснилось, что в двух первых системах лишь некоторые таксономические группы гомогенны по биоморфологическим признакам, но большинство групп создано так, что не представляется возможным выделить для видов, их составляющих, какой-либо общий признак в их жизненных формах. Третья из рассмотренных систем предложена Ан. А. Федоровым во «Флоре СССР». Автор разделил род на две крупные секции (в смысле Boissier), которые в свою очередь делятся на подсекции и ряды по новым признакам. Были изучены жизненные формы 60 видов, принадлежащих к 23 подсекциям из 24, выделенных Ан. А. Федоровым. При этом выяснились биоморфологические признаки сходства и различия у видов одного ряда, одной подсекции. В результате определилось несколько закономерностей, главная из которых состоит в убедительном доказательстве существования корреляций между признаками жизненных форм и признаками репродуктивных органов, положенными в основу выделения таксонов. Все виды одной подсекции имеют единую модель побегообразования, единую архитектурную модель побеговой системы. При этом число и разнообразие моделей превышают те варианты, которые предложены для травянистых растений Т. И. Серебряковой (1977). Следовательно, эти признаки жизненной формы коррелируют с теми признаками репродуктивных органов, которые использованы при установлении подсекций.

Основные признаки, характеризующие жизненные формы видов 18 подсекций секции *Campanula*, приведены в табл. 1. Секция *Rapunculus* (Fourr.) Boiss. оказалась менее интересной для такого анализа, так как она состоит всего из

ТАБЛИЦА 1

Основные признаки жизненных форм видов секции *Campanula*

Группа	Признак	Номер подсекции																	
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	11	12	13	14	15	16	17	18	19
I	Стержневой корень	⩾	+	⩾	+	—	+	+	⩾	⩾	+	⩾	⩾	⩾	+	+	+	+	⩾
	Кистекорневая система	⩾	—	⩾	+	+	—	—	⩾	⩾	+	⩾	—	⩾	—	—	—	—	⩾
	Удлиненные корневища	—	—	—	—	+	—	—	⩾	⩾	—	⩾	⩾	⩾	—	⩾	—	+	⩾
	Столоны	—	—	—	—	+	—	—	⩾	⩾	—	—	⩾	⩾	—	—	—	—	⩾
II	Розетка во время цветения	⩾	+	⩾	—	—	+	—	—	—	—	—	+	+	—	+	+	+	—
	Побеги дуговидные, полегающие	—	+	⩾	—	—	—	—	—	—	—	⩾	+	+	—	—	—	+	—
	Соцветие разветвленное	⩾	+	⩾	+	—	+	+	—	⩾	⩾	⩾	+	⩾	+	—	—	—	⩾
	Длительность виргинильного периода, годы	2	3—5	2—3	2	2	3—4	1	1—3	2—3	2—3	2—6	3—4	2—3	1	2—3	2—3	2—3	1
	Тип перезимовки	н	н	н	н	н	н	—	п	п	п	п	н	н	п	н	н	н	н, п
III	Розеточная моноподиальная	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	
	Полурозеточная моноподиальная																		
	главный побег																		
	погибает	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	⩾	—	—	—	—	+
	сохраняется	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	⩾	—	—	—	—	—
	Полурозеточная симподиальная																		
	многолетники	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	—	⩾	+	—	—	—	+
	монокарпики и малолетники	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Розетка в начале онтогенеза	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

Примечание. + — признак присутствует у всех видов подсекции (иногда в определенный период онтогенеза), ⩾ — только у некоторых видов, — отсутствует, н — надземно, п — подземно.

4 подсекций, 3 из которых монотипны и сравнение видов невозможно, а 4-я гетерогенна и уже обсуждалась (Шулькина, Земскова, 1983). В таблице признаки жизненной формы разделены на 3 группы. Первая (I) характеризует подземные органы, т. е. те признаки, на основании которых проводится традиционное деление жизненных форм травянистых растений; вторая (II) включает признаки развития, а именно: длительность виргинильного периода, характер вегетации, продолжительность периода покоя и описания габитуса; третья (III) — архитектурную модель и ее становление, т. е. модель побегообразования; нижняя строка отведена для признака, характеризующего проростки. Условные обозначения выбраны с тем расчетом, чтобы наглядно показать, гомогенны или гетерогенны отдельные подсекции по биоморфологическим признакам составляющих их видов.

Как видно из таблицы, единственным общим признаком для видов всех подсекций является наличие у растений на ранних этапах онтогенеза метамеров с укороченными междоузлиями. Исключение составляет один вид — *Campanula lactiflora* Bieb., побеги которого имеют лишь удлиненные междоузлия, но этот вид выделен в самостоятельный род *Gadellia* Schulkina. Из таблицы также видно, что основные характеристики, отражающие поведение главного побега, для всех видов одной подсекции совпадают, т. е. подсекции гомогенны по этому биоморфологическому признаку. Некоторые признаки архитектурной модели свойственны видам нескольких подсекций. Так, например, у всех видов первых 11 подсекций апикальная меристема главного побега реализуется в цветок. У видов следующих подсекций апикальная меристема главного побега не формирует репродуктивных органов, главный побег всегда вегетативный, его метамеры имеют укороченные междоузлия (в этом ряду есть одно исключение, о котором будет сказано ниже). Отличие подсекций друг от друга в том, что продолжительность жизни главного побега разная у видов разных подсекций. Дольше всего центральная розетка листьев существует у тех растений, репродуктивные побеги которых специализированные или полуспециализированные, например виды подсекции 16 *Scapiflorae* (Boiss.) Fed. Они относятся к группе облигатных моноподиальных, у которых листья вегетативных побегов выполняют основную фотосинтезирующую функцию. В противоположность этой модели побегообразования виды подсекции 19 *Heterophylla* (Nym.) Fed., начиная развитие с той же стартовой точки, формируют совсем иную структуру. Главный побег у этих растений недолговечен, иногда отмирает в первый же месяц жизни, в отдельных случаях живет год или два, но роли в образовании скелетной системы побегов не играет, так как боковые облиственные репродуктивные побеги последовательно образуются из пазушных и придаточных почек, расположенных в базальных частях таких же побегов предыдущих порядков. Все исследованные виды подсекции 12 *Latilimbus* Fed. имеют одну модель побегообразования: главный побег укороченный вегетативный, репродуктивные побеги боковые облиственные с удлиненными междоузлиями и часто вначале укороченные. В дальнейшем система побегов становится симподиальной у всех видов, однако в отличие от предыдущей подсекции главный побег у этих растений сохраняется долго. Аналогичное единство обнаруживается и в других подсекциях: всем видам свойственны один ход морфогенеза и одна архитектурная модель у взрослого растения.

Во второй группе признаков есть как постоянные, одинаковые для всех видов подсекции (ритм годичного развития), так и вариабельные. Однако наибольшая вариабельность наблюдается в группе признаков, характеризующих строение подземных органов. Действительно, почти в каждой подсекции (за исключением монотипных) имеются стержнекорневые, кистекорневые, а часто и корневищные растения. Становится ясно, что те признаки, которые лежат в основе классификации большинства систем жизненных форм травянистых растений, являются наиболее вариабельными. Эти признаки отличают один вид от другого близкого вида и эти же признаки чаще всего меняются при интродукции.

Анализируя жизненные формы взрослых растений у видов разных секций, можно видеть, что есть примеры, когда одновременно совпадают и архитектурные модели, и типы подземных органов, т. е. жизненные формы таких растений

идентичны. Это обстоятельство важно в двух планах. Во-первых, ясно, что в пределах одного рода жизненные формы могут быть результатом конвергенции. Например, у видов упомянутой подсекции *Heterophylla* в случае развития монохазиального побега архитектурная модель взрослого растения неотличима от модели некоторых видов подсекции *Campanulastrum* (Small) Fed. Во-вторых, принадлежность таких видов к разным подсекциям показывает, что автор системы при формировании подсекций не учитывал тип жизненной формы. Вместе с тем признаки репродуктивных органов, выбранные Ан. А. Федоровым, отразили действительное родство видов, поскольку последующие исследования показали, что в каждой подсекции собраны виды не только с одинаковыми жизненными формами, но и с одинаковым ходом онтоморфогенеза.

Вместе с тем есть подсекции, в которых такое единство не обнаружено. Важно отметить, что и в признаках репродуктивных органов тогда наблюдаются значительные различия. Например, в подсекции 15 *Oreocodon* Fed. выявлены значительные онтоморфогенетические различия между *Campanula incanescens* Boiss. и *C. kantschavelii* Zagareli. Виды имеют разные годичный ритм, способ перезимовки и различное строение почек возобновления. У *C. incanescens* боковые побеги безрозеточные, а у *C. kantschavelii* — полурозеточные. Есть различия и в строении репродуктивных органов. В частности, для *C. kantschavelii* характерно наличие развитых придатков у чашечки, а у *C. incanescens* придатки чашечки почти не развиты. При этом число хромосом у *C. kantschavelii* 2n=34 (Шулькина, Земскова, 1983), а у *C. incanescens* 2n=28 (Contandriopoulos, 1980), поэтому можно согласиться с А. Л. Харадзе (1970, 1976), предлагавшей включить *C. kantschavelii* в подсекцию *Symphyandriformes* (Fomin) Fed. в качестве монотипного ряда. Эта подсекция также неоднородна по архитектурным моделям и явно трудна для таксономистов. Свидетельством тому могут быть многочисленные работы, специально посвященные видам этой подсекции (Харадзе, Сердюкова, 1973; Сердюкова, 1976а, б, 1978; Оганесян, 1980), или работы, где объем подсекции обсуждается попутно с другими (Харадзе, 1970, 1976; Колаковский, Сердюкова, 1980; Damboldt, 1978; Esfandiari, 1980). При установлении границ подсекции постоянно ставится вопрос о присоединении к ней частично или полностью видов рода *Symphyandra* A. DC., что свидетельствует о том, что систематикам объем подсекции пока неясен, а исследования по жизненным формам также подтверждают гетерогенность данной подсекции. Гетерогенность подсекций является, однако, исключением, а правилом — их гомогенность по типам моделей побегообразования. Таким образом, этот биоморфологический признак может служить радикалом.

В пределах одной подсекции жизненные формы разных видов различаются по ряду признаков и чаще всего — по строению подземных органов, а кроме того, по длительности виргинильного периода, по сохранности розетки зеленых листьев к моменту цветения и др. Так, например, виды подсекции 1 (ряд I) *C. crispa* Lam. и *C. lyrata* Lam. имеют стержневой корень и розетка листьев в базальной части побега сохраняется ко времени цветения, а *C. medium* L. (ряд II) — кистекорневое растение, розетка листьев ко времени цветения не сохраняется.

Все виды подсекции 8 *Campanula* сначала развивают розетку листьев, но длительность этой розеточной фазы неодинакова: у видов ряда *Latifolia* Charadze (*C. latifolia* L., *C. megrelica* Manden. et Kuth., *C. odontosepala* Boiss., *C. trachelium* L.) розетка сохраняется в течение всего года, а репродуктивный побег появляется летом второго года. В дальнейшем побеги этих видов развиваются по типу моноциклических, озимых, или дициклических и образуют симподиальную систему. Взрослые растения являются стержне-кистекорневыми. Виды ряда *Rapunculoideae* Charadze (*C. rapunculoides* L., *C. grossheimii* Charadze, *C. cordifolia* C. Koch и *C. bononiensis* L.) отличаются более быстрым развитием. Большое число экземпляров способно зацветать в первый же год, т. е. фаза розетки длится всего 3—4 мес. Взрослые растения в основном относятся к типу корневищно-кистекорневых с полурозеточными моноциклическими побегами. Таким образом, виды обоих рядов имеют одну и ту же архитектурную модель, но отличаются друг от друга по ряду признаков: длительности виргинильного периода, по типу подземных органов и др.

Виды подсекции 12 *Latilimbus* отличаются друг от друга по тем же признакам: так, *C. albovii* Kolak. зацветает на второй год, *C. collina* Bieb. — на третий, а *C. sarmatica* Ker-Gawl. — на четвертый или шестой. Помимо того, виды различаются по степени разветвленности соцветия, направлению роста побегов, строению подземных органов. Такие же различия найдены для видов подсекции 9 *Involucratae* (Fomin) Fed. и большинства других.

В то же время для целого ряда видов не удалось найти комплекс биоморфологических признаков, который бы отличал данный вид от ближайших видов рода, принимаемых во «Флоре СССР». В частности, это относится к подсекции 3 *Triloculares* Boiss., где биоморфологические характеристики у большинства видов перекрываются. Типовой вид подсекции — *C. sibirica* L. — в большинстве районов своего ареала развивается как кистекорневое растение, но в Сибири встречаются особи со стержневым корнем. Близкие виды — *C. elatior* (Fomin) Grossh. и *C. taurica* Juz. и некоторые другие из этой же подсекции — практически не отличаются по биоморфологическим признакам друг от друга. Во «Флоре европейской части СССР» Ан. А. Федоров (1978) предложил иной объем вида: а именно в пределах *C. sibirica* s. l. выделены subsp. *sibirica*, subsp. *elatior*, subsp. *taurica*, subsp. *talievii* и др. При таком понимании объема вида *C. sibirica* s. l. характеризуется комплексом биоморфологических признаков, отличном от других видов этой же подсекции, например от *C. caucasica* Bieb. (строение подземных органов, почек возобновления и др.). Следовательно, биоморфологические радикалы можно выделить чаще всего только для крупных видов — линнеонов. Характеристика жизненных форм близких видов в этих случаях хотя и допускает частичное перекрывание признаков, но не охватывает всего комплекса различий (табл. 2).

Таким образом, оказалось невозможным однозначно ответить на вопрос о значении признаков жизненной формы в систематике. С одной стороны, нужно подтвердить правильность мнения систематиков о том, что сходство жизненных форм не может служить доказательством родства видов, и более того, как раз

ТАБЛИЦА 2

Биоморфологические признаки отдельных видов рода *Campanula*

Признак	№ подсекции 1			3							8	
	вид											
	C. crispa	*C. lyrata*	*C. medium*	*C. charkeviczii*	*C. elatior*	*C. talievii*	*C. sibirica*	*C. taurica*	*C. sibirica* s. l.	*C. caucasica*	*C. latifolia*	*C. rapunculoides*
Стержневой корень	+	+	—	+	⩾	⩾	⩾	⩾	⩾	+	+	+
Кистекорневая система	—	—	+	⩾	+	+	+	+	+	—	+	+
Удлиненные корневища	—	—	—	—	—	—	—	—	—	⩾	—	+
Розетка во время цветения	+	+	—	+	⩾	+	⩾	—	⩾	—	—	—
Побеги дуговидные	—	—	—	+	⩾	+	⩾	⩾	⩾	⩾	—	—
Соцветие сильно ветвистое	—	⩾	+	+	—	⩾	⩾	—	⩾	⩾	—	⩾
Репродуктивные побеги многочисленные	—	—	—	+	⩾	⩾	⩾	—	⩾	⩾	—	+
Виргинильный период, годы	2	2	2	2—3	2	2	2	2	2—3	2	2	1
Тип годичного ритма	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	P	P
Репродуктивный побег моноциклический	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+
Репродуктивный побег ди- и полициклический	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—
Монокарпики и малолетники. Почки без специальных чешуй	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—

Примечание. + признак отмечен у всех исследованных экземпляров вида, ⩾ признак присутствует лишь иногда (в течение онтогенеза или у некоторых образцов), — признак отсутствует. Тип годичного развития по L. Diels (1918): A — Asperula, P — Polygonatum.

близкородственные виды значительно различаются по жизненным формам. При этом имеются в виду традиционные классификации жизненных форм по подземным органам. С другой стороны, выяснилось, что если рассматривать не только подземные органы, но и строение надземных побегов и изучать онтоморфогенез растений, то можно выделить биоморфологические признаки-радикалы таксонов разного ранга.

В частности, в сем. *Campanulaceae* s. str. выделены признаки на уровне триб и отдельных родов. В пределах рода *Campanula* — для подсекций, некоторых рядов и видов-линнеонов.

Так, для всех видов трибы характерен один тип проростка, для видов одного рода — единая архитектурная модель побегов. В пределах полиморфного рода *Campanula* выделены признаки сходства жизненных форм видов одной подсекции — модель побегообразования. Признак отличия близкородственных видов — строение подземных органов, на основе которого построено большинство классификаций жизненных форм травянистых растений.

Итак, биоморфологические признаки, т. е. признаки жизненной формы, могут вместе с другими и в совокупности с ними иметь вес в таксономических построениях при определении естественности таксона. Для выявления таких признаков оказалось необходимо изучать онтоморфогенез растений, поскольку в биоморфологической эволюции одного рода, трибы, семейства наряду с дивергенцией и параллелизмом наблюдается конвергенция.

ЛИТЕРАТУРА

Аветисян Е. М. Морфология пыльцы сем. *Campanulaceae* и близких к нему семейств (*Sphenocleaceae*, *Lobeliaceae*, *Cyphiaceae*) в связи с вопросами их систематики и филогении. — Тр. Бот. ин-та АН АрмССР, 1967, т. 16, с. 5—41. — *Аветисян Е. М.* Палинология порядка *Campanulales* s. l. — В кн.: Морфология пыльцы и спор современных растений. Л.: Наука, 1973, с. 90—93. — *Алексеев Ю. Е.* Проблемы соматической эволюции осок. — Тр. МОИП, 1976, т. 42, с. 194—207. — *Борщенко Г. П., Гудкова И. Я., Чупов В. С.* Исследование изоферментов эстераз в семействе *Campanulaceae*: Тез. докл. VII делегат. съезда ВБО, Донецк, 11—14 V 1983. Л.: Наука, 1983, с. 10—11. — *Голубев В. Н.* Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. М.: Наука, 1965. 288 с. — *Зиман С. Н.* Эколого-морфологический анализ семейства *Ranunculaceae* Juss. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 8, с. 1120—1130. — *Колаковский А. А.* К систематике и таксономии палеоэндемика Большого Кавказа — *Edraianthus owerinianus* Rupr. — Сообщ. АН ГССР, 1979, т. 95, № 1, с. 153—156. — *Колаковский А. А.* Новые данные к систематике колокольчиковых. — Сообщ. АН ГССР, 1980, т. 98, № 3, с. 653—656. — *Колаковский А. А.* Биологические «механизмы» обеспечения диссеминации у эдрайанта. — Сообщ. АН ГССР, 1982, т. 105, № 2, с. 361—364. — *Колаковский А. А.* Типы плодов у колокольчиковых (*Campanulaceae*). — Бот. журн., 1985, т. 70, № 1, с. 3—11. — *Колаковский А. А., Сердюкова Л. Б.* Новые данные к систематике кавказских колокольчиков. — Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 1980, вып. 36, с. 44—57. — *Оганесян М. Э.* Некоторые критические и редкие виды колокольчиковых (*Campanulaceae*) из Южного Закавказья. — Биол. журн. Армении, 1980, т. 33, № 5, с. 496—504. — *Сердюкова Л. Б.* К изучению строения соцветий в родах *Campanula* L. и *Symphyandra* A. DC. — Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 1976а, вып. 33, с. 13—19. — *Сердюкова Л. Б.* Южнокавказские виды рода *Campanula* L. секции *Symphyandriformes* (Fomin) Char. — Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 1976б, вып. 32, с. 41—45. — *Сердюкова Л. Б.* Ботанико-географический обзор некоторых кавказских представителей *Campanula* L. и *Symphyandra* A. DC. — Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 1978, вып. 35, с. 55—62. — *Серебряков И. Г.* Экологическая морфология растений. М.: Высш. школа, 1962. 375 с. — *Серебрякова Т. И.* К вопросу об эволюционных взаимоотношениях древесных и травянистых жизненных форм цветковых растений. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1973, т. 78, вып. 3, с. 76—88. — *Серебрякова Т. И.* Эволюционные отношения жизненных форм в некоторых секциях рода *Poa* L. — Тр. МОИП, 1974, т. 51, с. 116—152. — *Серебрякова Т. И.* Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразования. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1977, т. 82, вып. 5, с. 112—128. — *Тахтаджян А. Л.* Насущные задачи систематики высших растений. — В кн.: Проблемы современной ботаники. М.; Л.: Наука, 1965, т. 1, с. 7—17. — *Терентьев П. В.* Метод корреляционных плеяд. — Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1959, № 9, вып. 2—3, с. 137—141. — *Федоров Ан. А. Campanulaceae* Juss. — В кн.: Флора СССР. Т. 24. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957, с. 126—450. — *Федоров Ан. А. Campanulaceae* Juss. s. str. — В кн.: Флора европейской части СССР. Т. 3. Л.: Наука, 1978, с. 213—238. — *Харадзе А. Л.* К флорогенезу кавказских колокольчиков. — Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 1970, вып. 28, с. 89—102. — *Харадзе А. Л.* Род *Campanula* L. s. l. на Кавказе (конспект). — Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 1976, вып. 32, с. 46—56. — *Харадзе А. Л., Сердюкова Л. Б.* Некоторые надвидовые таксоны рода *Campanula* L. — Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 1973, вып. 30, с. 36—39. — *Хохряков А. П.* О взаимосвязи биоморфологической и таксономической эволюции у растений. — Журн. общ. биол., 1980, т. 41, № 3, с. 1—18. — *Хохряков А. П.* Эволюция биоморф растений. М.: Наука, 1981. 168 с. — *Цвелев Н. Н.* О направле-

ниях эволюции вегетативных органов злаков (*Poaceae*). — Бот. журн., 1974, т. 59, № 9, с. 1241—1253. — *Чупов В. С., Кутявина Н. Г.* Серологические исследования в семействе *Campanulaceae*: Тез. докл. VII делегат. съезда ВБО, Донецк, 11—14 V 1983. Л.: Наука, 1983, с. 36. — *Шварц С. С.* Экология и эволюция. М.: Знание, 1974. 64 с. — *Шварц С. С.* Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 276 с. — *Шмальгаузен И. И.* Факторы эволюций. М.: Наука, 1968. 452 с. — *Шмидт В. М.* О корреляциях. Сущность, онтогенетический и филогенетический аспекты явления биологических корреляций. — Вестн. ЛГУ, отд. биол., 1979, вып. 1, № 3, с. 77—85. — *Шулькина Т. В.* Типы жизненных форм и их значение для систематики *Campanula* L. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 8, с. 1102—1114. — *Шулькина Т. В.* Жизненные формы в сем. *Campanulaceae* Juss., их географическое распространение и связь с таксономией. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 2, с. 153—169. — *Шулькина Т. В.* Основные направления эволюции жизненных форм в семействе *Campanulaceae* Juss. s. str. — Бот. журн., 1984, т. 70, № 1, с. 1—13. — *Шулькина Т. В., Земскова Е. А.* Числа хромосом и жизненные формы некоторых критических видов *Campanula* L. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 7, с. 866—876. — *Шулькина Т. В., Зыков С. Е.* Анатомическое строение стебля в семействе *Campanulaceae* Juss. в связи с эволюцией жизненных форм. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 5, с. 627—639. — *Böcher T. W.* Convergence as an evolutionary process. — Bot. J. Lin. Soc., 1977, vol. 75, N 1, p. 1—19. — *Boissier E.* Flora orientalis. Vol. 3. Genevae et Basileae, 1875. 1033 p. — *Bokdam J.* Seedling morphology of some african *Sapotaceae* and its taxonomical significance. — Meded. Laundbouwhogesch. Wageningen, 1977, N 20, 84 p. — *Burtt B. L.* Classification above the genus, as exemplified by *Gesneriaceae*, with paralels from other groups. — Plant Syst. and Evol., 1977, Suppl., N 1, p. 97—109. — *Contandriopoulos J.* Contribution a l'étude cytotaxonomique des campanulees d'Iran. — Biol. et Écol. Mediter., 1980, t. 7, N 1, p. 27—36. — *Corner E. J. H.* The durian theory on the origin of the modern tree. — An. Bot., New Ser., 1949, vol. 13, N 52, p. 367—414. — *Corner E. J. H.* The durian theory extended. III. Pachycauly and megaspermy. Conclusion. — Phytomorphology, 1954, vol. 4, N 3—4, p. 263—274. — *Damboldt J. Campanulaceae.* — In: Flora of Turkey and the East Aegean Islands, 1978, vol. 6, p. 2—89. — *Daubenmire R. F.* Plants and environment. N. Y.; London: Chapman, 1959. 422 p.— *Davis P. H.* The moving staircase: a discussion on taxonomic rank and affinity.— Not. Roy. Bot. Gard. Edinburgh, 1978, vol. 36, N 2, p. 323—340. — *Davis P. H., Heywood V. H.* Principles of angiosperm taxonomy. Edinburgh; London: Univ. Press., 1963. 532 p. — *De Candolle A.* Monographie des Campanulées. Paris, 1830. 480 p. — *De Candolle A. Campanulaceae.* — In: *De Candolle A. P.* Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Parisiis, 1839, t. 7, p. 2, p. 414—496. — *Diels L.* Das Verhaltnis von Rhytmik und Verbreitung bei den Perennen des europaischen Sommerwaldes. — Ber. Dtsch. Bot. Ges., 1918, Bd 36, S. 236—250. — *Ehrendorfer F.* Evolutionary patterns and strategies in seed plants. — Taxon, 1970, vol. 19, N 2, p. 185—195. — *Esfandiari E. Campanulaceae* from Iran: a new species and a transfer. — Not. Roy. Bot. Gard. Edinburgh, 1980, vol. 38, N 3, p. 447—448. — *Heslop-Harrison J.* New concepts in flowering-plant taxonomy. London: Heinemann, 1953. 135 p.— *Kubitzki K.* Some aspects of the classification and evolution of higher taxa. — Plant Syst. and Evol., 1977, Suppl., N 1, p. 21—31. — *McVaugh R.* Generic status of *Triodanis* and *Specularia*. — Rhodora, 1948, vol. 50, N 590, p. 38—49. — *Meusel H.* Die Bedeutung der Wuchsform für die Entwicklung des natürlichen Systems der Pflanzen. — Fed. Repert., 1951, Bd 54, Hf 2—3, S. 137—172. — *Raunkiaer C.* Plant life forms. Oxford: Clarendon, 1937. 104 p.— *Schönland S. Campanulaceae.* — In: *Engler A., Prantl K.* Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1889, Teil 4, Abt. 5, S. 40—70. — *Schulkina T. V.* The significance of life-forms characters for systematics, with special reference to the family *Campanulaceae*. — Plant Syst. and Evol., 1980, vol. 130, p. 233—246. — *Sporne K. R.* A re-investigation of character correlations among dicotyledons. — New Phytol., 1980, N 85, p. 419—449. — *Stebbins G. L.* Flowering plants evolution above the species level. Harvard Univ. Press, 1974. 399 p. — *Stebbins G. Z.* Deduction about transspecific evolution through extrapolation from processes at the population and species level. — An. Mo. Bot. Gard., 1975 (1976), vol. 62, N 3, p. 825—834. — *Thulin M.* The genus *Wahlenbergia* s. lat. (*Campanulaceae*) in tropical Africa and Madagascar. — Symb. Bot. Upsal., 1975, vol. 21, N 1, 223 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 24 VI 1985.

SUMMARY

Characterization of the life-forms of a herbaceous plant involves a great number of characters of both above- and underground organs. These characters have different degree of variability. The study in the ontogeny of various *Campanulaceae* members allowed to determine general and constant characters for the taxa of different level, e. g. to establish the correlations between biomorphological characters and those of reproductive organs. The same data revealed the convergent nature of the affinity in the life-forms of the mature plants of unrelated species, on the one hand, and on the other, the affinity in fruit structure, the character, taken as a principle in the A. De Candolle's classification of the family. Biomorphological data could be significant for the taxonomy provided that they were obtained in developmental study.

УДК 581.524

В. С. Ипатов, Л. А. Кирикова

ЦЕНОЭЛЕМЕНТЫ В РАСТИТЕЛЬНОМ ПОКРОВЕ

V. S. IPATOV, L. A. KIRIKOVA. COENOELEMENTS IN THE VEGETATIONAL COVER

Рассматриваются принципы членения растительного покрова и предлагается система ценоэлементов.

В геоботанических работах описательного плана, например при характеристике растительного покрова определенного региона либо типа растительности, геоботаник, как правило, не расчленяет описываемого фитоценоза на элементы, его составляющие. В теоретическом плане фитоценологи рассматривают фитоценозы (участки растительного покрова) как сложные образования, состоящие из разного рода элементов. Задача выявления элементов остро встает при анализе строения растительного покрова, при исследовании взаимодействий и последствий, к которым они приводят.

В литературе существует более тридцати терминов, обозначающих разные элементы в растительном покрове, бóльшая часть их приведена в сводке А. А. Корчагина (1976). Это — аггрегация, биогеосинузия, биогруппа, грегация, конгрегация, коном, консорция, микроассоциация, микрогруппировка, микроценоз, миксгрегация, парцелла, популяция, пятно (доминирования, мозаики), радиаль, сином, синстрат, синузия, социета, стратосинузия, субфитоценоз, ультрамикрогруппировка, фрагмент (ассоциации, фитоценоза), ценом, ценопопуляция, ценоэлемент, ценоячейка, элементарная группа, ярус и др. Обращает на себя внимание то, что часть из приведенных терминов используется для обозначения одних и тех же понятий; вместе с тем нередки случаи, когда одним термином называются разные объекты. Например, одно и то же образование названо разными терминами — ценоэлемент (Сахаров, 1950), микрогруппировка (Ярошенко, 1931), микроценоз (Лавренко, 1951) и др. В качестве примера, когда один термин служит для обозначения разных объектов, можно привести «микроценоз». Микроценоз понимается как: 1 — элемент членения растительного покрова на всю его толщу (Лавренко, 1951; Ярошенко, 1968); 2 — часть одного яруса (Быков, 1953); 3 — сочетание растений нижних ярусов (Мазинг, 1965). П. Д. Ярошенко считал «микроценоз» и «микрогруппировку» синонимами, однако позднее он оставил последнюю для обозначения внутриярусного образования.

Корчагин отмечает, что «уже 50 лет назад Г. Гамс видел наибольшее зло в том, что одно и то же название прилагается к совсем различным понятиям» (1976 : 27); он призывал давать новые названия только новым понятиям. Вместе с тем в настоящее время разнобой не только не уменьшился, а, наоборот, увеличился. Поскольку понятийный и терминологический аппараты являются не только результатом исследований, но и их инструментом, постольку указанная выше путаница, отсутствие системы терминов и понятий создают большие неудобства и часто, видимо, понуждают исследователей к созданию новых.

Мы делаем попытку упорядочить, привести в некую систему понятия об элементах, отдавая себе отчет, что она не может быть совершенной и исчерпывающей, поскольку процесс познания растительного покрова продолжается.

Прежде всего определим общие понятия. Нам представляется, что разумно различать две категории элементов: ценоэлементы и морфоэлементы. Понятие «ценоэлемент», по-видимому, впервые обосновал М. И. Сахаров (1950), трактуя его как «внутриценозную лесную группировку — закономерно сложенный комплекс растений, отличающийся от других группировок того же ценоза своим составом, строением и густотой, ростом и развитием растений, специфическими чертами сезонной динамики и динамики, обусловленной изменением древостоя. . . Эти группировки самостоятельно существовать не могут, если они не занимают значительной территории и не обладают соответствующей густотой» (1950 : 557). В настоящее время этот термин используется в самых разных аспектах, вплоть до обозначения групп видов растений, сходных по ареалам и свойственных определенным типам растительности (Евдокимов, 1983), поэтому вряд ли за ним удержится приоритетное определение.

Мы будем понимать под ценоэлементом реальную совокупность растений, объединенных как взаимодействием и внешними причинами (экотопом, биотопом), так и только последними, и не способную существовать самостоятельно, вне влияния окружающих растений. Ценоэлемент — часть фитоценоза, охватывающая в одних случаях все его слои по вертикали, в других — один или несколько из них.

Ценоэлементы могут быть двух родов: функциональные и территориальные.

Под функциональным ценоэлементом подразумевается совокупность растений, обязанная своим существованием взаимодействиям между этими растениями, иными словами, имеет место их взаимообусловленность. Дополнительная обусловленность внешними причинами может возникнуть лишь постольку, поскольку экотоп либо биотоп ограничивает пространственное расположение такого ценоэлемента.

Территориальные ценоэлементы, напротив, обусловлены лишь внешними причинами, растения объединены в этом случае локальными условиями экотопа либо биотопа. Примером таких ценоэлементов может быть растительность пристволового повышения в еловом лесу, представленная куртинками кислицы, черники, зеленых мхов и других растений, контактирующими только краями и не взаимодействующими друг с другом. Они объединены единой территорией. Другим примером может служить покров, порой довольно пестрый, под кроной ели в березняке (ель при этом в ценоэлемент не включается).

Различая функциональные и территориальные ценоэлементы, мы использовали идею, высказанную Л. Г. Раменским (1929), о том, что одни группировки растений могут быть обусловлены взаимодействием растений (ценогруппировки), а другие — факторами внешней среды (экотопические группировки). Правда, в отличие от Раменского к факторам внешней среды по отношению к рассматриваемой совокупности растений мы относим и биотоп (здесь имеется в виду комплекс экологических факторов, трансформированных растениями, не включаемыми в состав этой совокупности растений).

Морфоэлемент — любая часть фитоценоза (участка растительного покрова), выделенная на основе внешних признаков. Морфоэлемент как целое рассматривается только с точки зрения его локализации в пространстве. В него могут входить как целые растения, так и части их. Примерами морфоэлементов могут быть пятна доминирования — участки покрова, выделенные по комбинации доминирующих видов, а также пологи, фитоценогоризонты и пр. Естественно, любой ценоэлемент, если он имеет ясные пространственные границы по внешним признакам, одновременно является и морфоэлементом. Однако по определению не каждый морфоэлемент может быть отнесен к ценоэлементам.

Предлагаемая нами система ценоэлементов представлена ниже.

Система ценоэлементов

I. Исходный элемент
   конфасция
II. Ценоэлементы
   инфраценоэлементы
      ценоячейка

синузия
гиперсинузия
микроценоз
ультраценоэлементы
коном
ценом
сином
сложные формы
III. Фитоценоз
IV. Экологический ряд фитоценозов

На первый взгляд кажется очевидным, что исходным «строительным» материалом являются особи растений. Но фактически во взаимодействия вступают квазиорганизмы — отдельные особи в совокупности с симбионтами (организмами иных трофических уровней — паразитами, полупаразитами, собственно симбионтами), которые находятся в непосредственной физиологической связи с растениями-хозяевами. Такие квазиорганизмы мы назвали конфасциями (Ипатов, 1970). Несмотря на то что они не являются предметом изучения фитоценологии, мы не можем не считаться с их существованием, поскольку судьба растений, результат взаимодействий могут зависеть от их симбионтов. Таким образом, ценоэлементы представляют собой совокупности конфасций.

Среди ценоэлементов можно различать инфра- и ультраценоэлементы.

Инфраценоэлементы — совокупности растений, не охватывающие по вертикали весь растительный покров. Они могут быть представлены в одном ярусе либо включать в себя представителей нескольких нижних ярусов. Ультраценоэлементы — совокупности растений, включающие в себя по вертикали все особи растительного покрова. Рассмотрим инфраценоэлементы. Ценоячейка — это элементарное ценотическое образование (Ипатов, 1966). Ценоячейку образуют особи, объединенные непосредственными индивидуальными конкурентными взаимодействиями, причем осуществляется взаимодействие каждого растения с каждым. Здесь имеется в виду конкуренция в узком понимании как непропорциональное потребностям распределение вещества и энергии, приводящее при ограниченных ресурсах среды к дифференциации и элиминации части особей (Ипатов, 1970; Ипатов, Кирикова, 1980). Естественно, что в такие отношения могут вступать только растения со сходными потребностями, ассимилирующие органы которых находятся в одних слоях, т. е. растения одной жизненной формы. Ценоячейки морфологически могут быть не выражены или неясно выражены, в частности из-за того, что одно и то же растение может входить в разные ценоячейки. В этих случаях образуется непрерывная «ткань взаимовлияний», благодаря чему формируются синузии как совокупности ценоячеек. В большинстве геоботанических исследований, видимо, нет необходимости особо выделять и описывать ценоячейки. Но при изучении процессов функционирования сообществ, изучении взаимодействий растений понятие «ценоячейка» может иметь познавательную ценность. Аналогичных ценоячейке элементов в литературе не указывается. Во многих случаях ценоячейка, по-видимому, может быть представлена в виде широко известных в лесоводстве биогрупп деревьев или элементарных групп М. А. Проскурякова (1983).

Как уже говорилось, перекрывающиеся ценоячейки образуют синузию. Весьма подробный анализ синузии мы провели ранее (Ипатов, Кирикова, 1980). Здесь же мы укажем лишь на некоторые особенности этого ценоэлемента. Понятно, что конкурентные отношения выражены не только в ценоячейке, но и в синузии, причем более полное их проявление и возможность выявления имеют место именно в синузии.

В ней же ясно проявляется и такая особенность, как создание комфорта для «себя», т. е. трансформация среды в благоприятную сторону для всей совокупности растений, входящих в синузию. В ее состав могут входить растения разных видов, обладающие сходством в потребностях, ценотическим родством, выражающимся в способности, вступая в конкуренцию, не быть полностью элиминированными, а также сходством в трансформации среды. Эти условия могут выполняться в том случае, если виды относятся к одной жизненной форме.

Но с другой стороны, принадлежность к одной жизненной форме не обязательно определяет принадлежность к одной синузии. Необходимо, чтобы, как уже говорилось, ассимилирующие органы растений разных видов (кроны, корневые системы) находились в одном слое. Возможны ситуации, когда растения даже одного вида относятся к разным синузиям, например верхний ярус в лесу и подрост той же породы. Из сказанного можно вывести, что в синузии ценотический процесс замкнут в том смысле, что конкурентные отношения не выходят за рамки совокупности особей одной синузии. Конкуренция не может возникать между растениями разных жизненных форм при размещении ассимилирующих органов в разных слоях, либо она крайне скоротечна из-за столь сильного различия в конкурентной мощи, что приводит к быстрой и полной элиминации «слабой» жизненной формы. Морфологически синузии, как правило, ясно выражены, в частности в связи с тем, что границы часто могут определяться альтернативно — по присутствию или отсутствию видов, их слагающих, или по резкому изменению обилия видов. Кроме того, синузии занимают пространственно ограниченные экологические ниши (возможно, удобнее было бы называть их экотопическими или биотопическими). Практическое выделение синузий в натуре во многих случаях оказывается непростым делом. Так, например, при расположении кустов вереска на расстоянии 1—1.5 м друг от друга можно прийти к выводу, судя по надземным частям, что они не взаимодействуют, а значит и не образуют синузии. Раскопки же подземных органов показывают, что в этом случае их корневые системы находятся в контакте и данную совокупность можно рассматривать как синузию (Кирикова, 1983). С другой стороны, может случиться, что ассимилирующие поверхности находятся в одном слое, но архитектоника крон очень различна и различен уровень потребностей в свете, так что контактирующие растения находятся не в конкурентных отношениях, а наблюдается комплементарность (часть видов адаптировалась к низкому уровню светового довольствия, остающегося на их долю). Естественно, такая ситуация не укладывается в вышеприведенное определение синузии. Надо сказать, что в настоящее время большинство исследователей принимают определение синузии, близкое к классическому. Тем более нет смысла отходить от этого понимания, отождествляя синузию, например, с парцеллой (Смагин, 1980).

Гиперсинузию образуют растения разных жизненных форм. Системообразующие взаимодействия проявляются главным образом по вертикали. Но следует иметь в виду, что в соответствии с определением инфраценоэлемента гиперсинузия не охватывает всех слоев растительного покрова. Чтобы было понятно, о каких объектах идет речь, приведем два примера гиперсинузии. Так, молодая ель, растущая под пологом березы, образует гиперсинузию с напочвенным покровом под ее кроной, существенно отличающимся от окружающего из-за изменения среды елью. Другой пример — куртина вереска с развивающимися под ней благодаря притенению латками зеленых мхов в разреженном сосняке с лишайниковым покровом.

Для гиперсинузии характерно наличие эдификаторного элемента, это могут быть либо конфасции, либо ценоячейки или синузии. Эдификаторный элемент находится, как правило, выше ассектаторного (подчиненного), образует большую массу, трансформирует больший набор экологических факторов и в большей мере, т. е. создает биотопическую нишу. Но верхнее положение эдификаторного элемента все же необязательно. В незаболоченных лесах иногда формируются сфагновые подушки значительных размеров с определенным набором произрастающих в них и на них трав и кустарничков. Существование такой гиперсинузии обязано средообразующей роли сфагновой синузии. Подчиненные элементы в гиперсинузии могут представлять собой комплекс разных элементов — конфасций, ценоячеек, синузий, контактирующих по горизонтали, либо вовсе не находящихся в контакте.

Из сказанного следует, что границы гиперсинузии определяются в основном эдификаторным элементом, она развивается в пространстве, где проявляется ее средообразующее влияние, а само существование гиперсинузии обусловлено взаимодействием растений (внутренними связями).

Естественно, что степень выраженности гиперсинузий может быть разной. В тех случаях, когда воздействие эдификаторного элемента приводит только

к изменению жизненности видов либо к незначительному изменению их соотношения, даже выделение гиперсинузии может оказаться сложным. Если же влияние приводит к существенному изменению видового состава или резкому изменению обилия, наблюдается четкая морфологическая выраженность гиперсинузии. При необходимости можно различать гиперсинузии разных порядков в зависимости от числа жизненных форм, воздействующих «по цепочке» — диплосинузии, тератосинузии, тетрасинузии, т. е. двучленные, трехчленные и т. д.

Аналогами гиперсинузии, видимо, являются синузии высоких порядков, по Гамсу, а также конгрегации, предложенные Н. А. Миняевым еще в 1937 г. (Миняев, 1963) и В. В. Петровским (1961), подчеркивающим взаимообусловленность компонентов этого структурного элемента. В отличие от гиперсинузии, являющейся инфраценоэлементом, конгрегации могут выступать и в качестве ультраценоэлементов, охватывающих всю толщу растительного покрова, особенно применительно к растительности тундр. Очень схож с гиперсинузией синстрат (Катенин, 1972) — пятно мозаики нижних ярусов, однако здесь синузии связаны не столько взаимодействием, сколько общей зависимостью от верхнего яруса.

Если указанные выше инфраценоэлементы являются функциональными, то микроценоз — территориальный инфраценоэлемент. Причиной образования микроценозов служат локальные условия (экотопические и биотопические) как «собирающие» в одном месте разные виды, разные элементы (конфасции, ценоячейки, синузии), которые могут вовсе и не взаимодействовать друг с другом. Микроценозами являются растительный покров пристволовых повышений, небольшого бугорка, колоды (в зеленомошном сосняке колоды на первых стадиях зарастания покрыты пятнами кустистых и бокальчатых кладоний), а также это может быть комплекс ассектаторных элементов гиперсинузии. В первом и последнем случаях растения, создающие биотоп, не входят в состав микроценоза.

Как уже говорилось, термин «микроценоз» очень широко распространен, но понимается авторами в разном объеме и содержании. Примеры, приводимые в литературе, часто полностью совпадают с нашими, однако их авторы в отличие от нашего понимания подчеркивают функциональное содержание этого ценоэлемента.

Ультраценоэлементы обладают теми же признаками и свойствами, что и гиперсинузии, но охватывают всю толщу растительного покрова. Это отличие, которое на первый взгляд может показаться формальным, имеет принципиальное значение. Ультраценоэлементы являются частями (участками) растительного покрова, далее неделимыми. По характеру эдификаторного элемента мы выделяем следующие ультраценоэлементы: коном (эдификатор — конфасция), ценом (эдификатор — ценоячейка), сином (синузия), сложные формы (Ипатов, 1970). Хотя различия между ними имеют в основном количественный характер, важно, что в этом ряду, если сравнивать конфасции, ценоячейки и синузии, образованные одной и той же жизненной формой, не только увеличиваются размеры ценоэлементов, но и усиливается степень воздействия на подчиненные элементы. В связи с этим увеличивается и морфологическая выраженность.

Примеров ультраценоэлементов можно привести много. Это кочка осоки дернистой на лугу со всем ее растительным населением. В лесу это ель или группа елей, находящиеся в верхнем ярусе, и все конфасции, ценоячейки, синузии в зоне воздействия в подкроновом пространстве. Следует отметить, что формальное выделение ультраценоэлементов может оказаться неэффективным для научного познания растительного покрова. Например, при равномерном размещении деревьев верхнего яруса и групповом размещении подроста соблазнительно выделить ценоэлемент по границам пятен подроста, включив в него и деревья верхнего яруса. Но если формирование групп подроста не вызвано особенностями размещения взрослых деревьев, такие единицы не являются ультраценоэлементами.

Ультраценоэлементы соответствуют парцеллам, по Н. В. Дылису (Дылис и др., 1964). Правда, по данному определению парцеллы, являясь биогеоценотическим образованием, должны включать в себя и среду, ультраценоэле-

менты же состоят из растений. Но поскольку системообразующими связями в ультраценоэлементах выступают взаимодействия, происходящие через среду, путем ее трансформации, постольку в неявной форме комплекс трансформированных растениями экологических факторов входит в ультраценоэлементы. Если же появление эдификаторного элемента вызвано экотопом или иными внешними факторами — антропогенными, зоогенными, пирогенными и т. п., то опять же в неявной форме включаются элементы экотопа.

Кроме парцеллы, аналогами ультраценоэлементов являются прежде всего «ценоэлемент», по Сахарову (1950), который, собственно говоря, можно считать прообразом парцеллы, «биогеосинузия», по В. Н. Сукачеву (1964), «радиаль», по Бяллович (1960). Близки также микрогруппировки, выделяемые на лугах (Ярошенко, 1931, 1934). При исследовании мозаичных степных сообществ подобные образования были названы Е. М. Лавренко (1951) микрофитоценозами. Ультрамикрогруппировка, предложенная Т. А. Работновым (1972), отчасти соответствует ультраценоэлементу «коном».

Ранее уже говорилось, что ценоэлементы, а значит и ультраценоэлементы — это образования, не способные существовать самостоятельно, вне влияния окружения. Вместе с тем кономы, ценомы и особенно синомы, обладая всеми признаками ценоэлементов, могут быть и самостоятельными, относиться к категории фитоценозов.[1] Отсюда возникает двойственность этих понятий. Яркими примерами таких образований являются отдельные деревья или группы деревьев на лугах со всем комплексом травяного покрова в их подкроновом пространстве. В литературе их часто называют фрагментами фитоценоза. Принцип самостоятельности удобен и для определения нижней границы площади выявления фитоценоза. Действительно, если понимать фитоценоз как участок растительного покрова, «устроенного» по единому закону — однородный, мозаичный, клинальный и т. п. (Василевич, 1983; Ипатов, Кирикова, 1985), то здесь явно недостает указания на то, когда же участок может считаться не частью фитоценоза, а собственно фитоценозом. Отметим, что как ультраценоэлементы, так и кономы, ценомы, синомы, представляющие собой фитоценозы, являются функциональными образованиями. Многие же фитоценозы, особенно мозаичные и клинальные, могут рассматриваться прежде всего как территориальные единицы в той мере и постольку, поскольку закономерности их сложения определяются экотопом. Выходя несколько за рамки обсуждаемой проблемы, укажем на существование еще одного территориального элемента растительного покрова — экологического ряда фитоценозов как пространственного ряда примыкающих и не повторяющихся в ряду фитоценозов при направленном изменении среды. Эта единица по существу обоснована Раменским (1925, 1938, 1952).

Подводя итог обзору ценоэлементов, хочется обратить внимание на то, что большинство используемых в настоящее время понятий находит свое место в предлагаемой системе. Не упомянутые еще «грегация» и «аггрегация» являются разного типа синузиями. Объем же понятия «социета» очень широк, поэтому точного соответствия какому-либо нашему элементу указать нельзя.

Теперь остановимся на некоторых понятиях и терминах, обозначающих элементы растительного покрова, которые, с нашей точки зрения, не являются таковыми. Прежде всего это относится к чрезвычайно популярному понятию «ценопопуляция». Популяция как совокупность индивидуумов, между которыми может существовать обмен генетической информацией либо существовал в прошлом, является не ценотической, а генетической общностью. Таким образом, если популяция представляет собой естественную совокупность растений, то ценопопуляция — искусственно вычленяемая часть популяции, причем не по собственному признаку, а по принадлежности к территории, соответствующей фитоценозу, в свою очередь выделяемому на разных основаниях. Иногда между особями одной ценопопуляции могут возникать ценотические и экологические взаимодействия и чаще не между всеми, а только частью их. Но эти взаимодействия не обязательны и не являются признаком ценопопуляции. Совокупность

---

[1] Вопрос о том, по каким признакам определять порог самостоятельности, требует специальной разработки; его решение, видимо, будет разным для разных типов растительности; его мы здесь не рассматриваем.

особей одной ценопопуляции (или ее части) может представлять собой ценоэлемент благодаря тому, что они организованы ценотическими и экологическими взаимодействиями (но не генетическими), совокупно трансформируя среду, влияют на иные компоненты растительного покрова. В таких случаях проявляется двойственность ценопопуляции: с одной стороны, совокупность особей, входящих в ценоэлемент, обладая генетической структурой, входит в состав одной популяции, с другой, — имея ценотическую структуру (ценотические и экологические взаимодействия), представляет собой образование иной природы. Тот факт, что ценопопуляция, так же как и вид, популяция, жизненная форма, ценотип, не могут быть отнесены к ценоэлементам, не снижает их ценности для геоботаника. Это своего рода «алфавит» фитоценологии; исследуя свойства и признаки этих групп растений, мы получаем возможность объяснить процессы формирования растительного покрова.

Консорция также не может считаться элементом растительного покрова, поскольку включает в себя в отличие от конфасции представителей и иных, чем растения, трофических уровней, связанных с растениями не только непосредственными физиологическими отношениями. Консорция — понятие биогеоценотическое. Через консорции, в частности, растительный покров включается в экосистему.

Сложнее дело обстоит с ярусом. Во всех случаях это — морфоэлемент (поскольку ярус выделяется по расположению особей в пространстве), но в то же время он может быть представлен одной синузией. С другой стороны, в пределах одного яруса могут быть объединены и разные синузии, например в лесу в одном ярусе чередуются пятна кустарничков разных видов. Таким образом, ярус может быть ценоэлементом, а может и не быть таковым.

Удобное при описании «пятно доминирования» (мозаики) не несет в себе признака ценоэлемента, так как выделяется только по преобладанию какого-либо вида независимо от комплекса отношений между видами, происходящих в пределах пятна, поэтому пятна доминирования правильнее относить к морфоэлементам.

В заключение необходимо обратить внимание еще на один момент. При анализе растительного покрова постоянно приходится пользоваться понятиями «состав», «структура», «строение». Под составом можно понимать классифицированный перечень объектов, из которых состоит фитоценотическое образование. Единицей состава является абстрактная совокупность объектов (естественная или искусственная), объединенных сходством в чем-либо, но не взаимодействием. Например, к составу относятся перечень видов, экобиоморф, фитоценотипов, ценоэлементов и т. п. Если понятие «состав» используется геоботаниками примерно в одном смысле, то со структурой и строением дело обстоит иначе. Термин «структура» почти вытеснил понятие «строение», причем без изменения содержания последнего. Это хорошо видно на примере учебников. В учебнике Б. А. Быкова «Геоботаника» (1953) имеется глава, посвященная строению фитоценозов (в третьем издании учебника 1978 г. Б. А. Быков эту традицию сохраняет). А. П. Шенников (1964) также использует термин и понятие «строение» как морфологическую характеристику фитоценоза, но уже А. Г. Воронов (1973) и Работнов (1983) заменяют при том же содержании «строение» на «структуру». Вряд ли с этим стоит согласиться. Понимая структуру как совокупность связей (взаимодействий) между элементами объекта, надо сохранить термин «строение» для обозначения пространственного соотношения частей объекта, границы которых определяются морфологически.

ЛИТЕРАТУРА

Быков Б. А. Геоботаника. Алма-Ата: Изд-во: АН КазССР, 1953. 457 с. — *Быков Б. А.* Геоботаника. 3-е изд. Алма-Ата: Наука, 1978. 286 с. — *Бяллович Ю. П.* Биогеоценотические горизонты. — Тр. МОИП, 1960, т. 3, с. 43—59. — *Василевич В. И.* Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983. 247 с. — *Воронов А. Г.* Геоботаника. М.: Высш. школа, 1973. 384 с. — *Дылис Н. В.*, *Уткин А. И.*, *Успенская И. М.* О горизонтальной структуре лесных биогеоценозов. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1964, т. 69, вып. 4, с. 65—72. — *Евдокимов Л. Д.* Методика изучения эколого-географо-флороценотической природы растительного покрова. — В кн.: Сложение и динамика растительного покрова. Куйбышев: Изд-во Куйбышев. пед. ин-та, 1983, с. 20—34.— *Ипатов В. С.* О понятии фитоценоз и элементарной ячейке общественной

жизни растений. — Вест. ЛГУ, отд. биол., 1966, № 15, с. 56—62. — *Ипатов В. С.* Некоторые вопросы теории организации растительного покрова. — Бот. журн., 1970, т. 55, № 2, с. 184—195. — *Ипатов В. С., Кирикова Л. А.* Функциональный подход к синузии. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 4, с. 470—477. — *Ипатов В. С., Кирикова Л. А.* Статистический анализ квантованности растительного покрова. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 2, с. 255—261. — *Катенин А. Е.* Принципы классификации растительных сообществ лесотундрового стационара. — В кн.: Почвы и растительность восточно-европейской лесотундры. Л.: Наука, 1972, с. 105—259. — *Кирикова Л. А.* Размещение подземных органов *Calluna vulgaris* и *Vaccinium vitis-idaea* (*Ericaceae*) в зеленомошно-лишайниковых сосняках. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 8, с. 1083—1085. — *Корчагин А. А.* Строение растительных сообществ. — В кн.: Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1976, т. 5, с. 7—313. — *Лавренко Е. М.* О мозаичности степных растительных ассоциаций, связанной с работой ветра и жизнедеятельностью караган. — В кн.: Вопросы географии. М.: Географгиз, 1951, вып. 24, с. 192—204. — *Мазинг В. В.* Об изучении мозаичности и комплексности растительного покрова. — Изв. АН ЭССР, 1965, т. 14, сер. биол., № 1, с. 98—111. — *Миняев Н. А.* Структура растительных ассоциаций (по материалам исследования чернично-вороничной серии в Хибинском горном массиве). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 260 с. — *Петровский В. В.* Синузии как формы совместного существования растений. — Бот. журн., 1961, т. 46, № 11, с. 1615—1626. — *Проскуряков М. А.* Горизонтальная структура горных темнохвойных лесов. Алма-Ата: Наука, 1983. 214 с. — *Работнов Т. А.* Мозаичность луговых фитоценозов. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1972, т. 77, вып. 4, с. 104—117. — *Работнов Т. А.* Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1983. 292 с. — *Раменский Л. Г.* Основные закономерности растительного покрова и их изучение. Воронеж, 1925. 27 с. — *Раменский Л. Г.* Проективный учет и описание растительности. М.: Изд-во ВАСХНИЛ, 1929. 55 с. — *Раменский Л. Г.* Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938. 615 с. — *Раменский Л. Г.* О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники. — Бот. журн., 1952, т. 37, № 2, с. 181—202. — *Сахаров М. И.* Элементы лесных биогеоценозов. — ДАН СССР, 1950, т. 71, № 3, с 557—560. — *Смагин В. Н.* Основные закономерности развития и смены лесных биогеоценозов Сибири. — В кн.: Динамика лесных биогеоценозов Сибири. Новосибирск: Наука, 1980, с. 6—28. — *Сукачев В. Н.* Основные понятия лесной биогеоценологии. — В кн.: Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука, 1964, с. 5—49. — *Шенников А. П.* Введение в геоботанику. Л.: Изд-во ЛГУ, 1964. 447 с. — *Ярошенко П. Д.* Результаты изучения микрогруппировок некоторых ассоциаций на летних пастбищах ССР Азербайджана. — Тр. по геобот. обследованию пастбищ ССР Азербайджана, сер. С, 1931, вып. 3, с. 1—27. — *Ярошенко П. Д.* Микро- и макроструктура растительного покрова. — Тр. Аз. фил. АН СССР, 1934, т. 5, с. 160—171. — *Ярошенко П. Д.* Характер мозаичности растительных сообществ как показатель их смен. — В кн.: Материалы по динамике растит. покрова. Владимир: Изд-во Владимир. пед. ин-та, 1968, с. 17—20.

Ленинградский государственный университет.

Получено 30 V 1985.

SUMMARY

The concept of «coenoelement» was defined, its difference from morphoelement was shown. An original system of coenoelements of the vegetational cover was proposed. According to the character of their relations, coenoelements are subdivided into functional and territorial ones, and according to their volume—into infra- and ultracoenoelements. Published analogues are cited.

УДК 581.524.44

Б. М. Миркин, Т. Г. Горская, Г. А. Никулина, Г. С. Розенберг

О НЕКОТОРЫХ ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ КУЛЬТУРНЫХ ТРАВ В ХОДЕ СУКЦЕССИИ ТРАВОСМЕСИ

B. M. MIRKIN, T. G. GORSKAYA, G. A. NIKULINA, G. S. ROSENBERG.
ON SOME PATTERN IN THE DIFFERENTIATION OF CULTIVATED HERB COENOPOPULATIONS DURING MIXED HERBACEOUS CROP SUCCESSION

Изучены процессы дифференциации ценопопуляций многолетних трав (ежи сборной, тимофеевки луговой, люцерны посевной, клевера лугового) в ходе сукцессий различных вариантов травосмесей 3—5-го годов жизни. Дана ценотическая интерпретация основным статистическим параметрам дифференциации растений по весу, числу побегов и высоте.

Популяционный подход при изучении растительного сообщества широко используется в современной фитоценологии. Он опирается на теоретическое положение о большей значимости для растительного сообщества генетических предпосылок, определяющих поведение отдельных популяций по сравнению с характером взаимоотношений между ними, и имеет самое широкое распространение в СССР. Подтверждением этому является библиография Т. А. Работнова (Rabotnov, 1980, 1981), в которой указано около тысячи публикаций. В последние годы в современной фитоценологии преобладают работы по изучению возрастного состава популяций, однако среди них имеются и единичные, в которых обсуждается дифференциация популяций по жизненности слагающих индивидуумов. Среди этих работ особо следует отметить серию публикаций Ю. А. Злобина (1970, 1976, 1980а, б, 1981), посвященных рассмотрению спектров жизненных состояний, которые строятся путем анализа распределения различных биоморфологических параметров и оценки соотношения долей участия трех отдельных подсовокупностей, или трех градаций: низшего (*c*), среднего (*b*) и высшего (*a*). На этом основании он предлагает различать три типа ценопопуляций: депрессивные, равновесные и процветающие. Для определения степени соответствия эмпирических частот теоретическим используется критерий хи-квадрат, границы среднего класса определяются как 95 %-ный доверительный интервал вариации среднего арифметического. Кроме того, Злобин предлагает для оценки ценопопуляций (ЦП) использовать коэффициенты асимметрии. Он пишет: «Анализ коэффициентов асимметрии статистических рядов морфологических параметров показывает, что они варьируют преимущественно в одну — правую сторону. Для биологических объектов типичным является преобладание правосторонней асимметрии рядов распределения тех морфологических параметров, которые отражают жизненное состояние особей. Это связано с тем, что в фитоценозах на фоне экологической депрессии и конкуренции основной нормой реакции является торможение роста того или иного органа растения. Исключением из этой закономерности являются такие, например, параметры, как рост растений в высоту, когда загущение в стоянии растений и усиление конкуренции за свет приводит к вытягиванию растения как адаптивной реакции. В этом плане тип асимметрии можно эффективно использовать для выявления нормы реакции особей растений или морфологических параметров на эколого-фитоценотические факторы. Если широта варьирования указывает на тот или иной разброс признака, то асимметрия свидетельствует о преимущественном изме-

нении особей в каком-то одном направлении и преобладании в популяции какой-то одной их группы» (Злобин, 1980б : 313—315).

Об асимметрии распределения веса растений и симметричном типе распределения высоты пишет также J. Harper (1977).

Оценивая поведение ЦП в онтогенезе, Злобин сформулировал четыре гипотетические модели онтогенетических тактик: тактика стабилизации, тактика конвергенции, тактика дивергенции, неопределенное варьирование. Оптимальным типом стратегии он считает конвергенцию, т. е. уменьшение рассеивания за счет преобладания хорошо развитых растений.

Авторы использовали подход Злобина для оценки изменения дифференциации популяций культурных видов трав в травосмесях 3—5-го годов жизни. Травосмеси в равной мере представляют и практический и теоретический интерес, так как являются удобными моделями для решения многих теоретических проблем в фитоценологии (Куркин, 1983, 1984; Миркин, Горская и др., 1984; Миркин, Антонова и др., 1984).

Мы использовали данные опыта, заложенного в 1979 г. в условиях горнолесной зоны Башкирии (Белорецкий р-н). Почва темно-серая лесная, среднегодовое количество осадков — 450—550 мм. Схема опыта включала выращиваемые на фоне удобрений $N_{60}P_{60}K_{60}$ посевы овсяницы луговой (О), ежи сборной (Е), костра безостого (К), тимофеевки луговой (Т), люцерны посевной (Л), клевера лугового (Кл) и их травосмеси: тройные — КОЛ, КЕЛ, КОКл, КЕКл, КОТ, КЕТ, сложную пятикомпонентную — КОЕКлЛ и одну двойную — КлТ.

Популяционный анализ был выполнен на основе изучения моделей, которые брали ежегодно с одной из четырех повторностей каждого варианта опыта в количестве 50 шт. Необходимо отметить, что результаты 1-го года жизни не учитывали, а на 2-м году модельные растения отбирали лишь по 25 штук, вследствие чего анализ распределения проводили начиная с 3-го года жизни. Одновременно в каждом варианте опыта срезали по 100 укосных площадок (по 25 с каждой повторности) размером 0.1 м^2 каждая для определения продуктивности сообщества и его ботанического состава. Для моделей определяли следующие параметры: общий вес растения, общее число побегов, максимальная высота растения, генеративность, облиственность. Для каждого вида все варианты были ранжированы вдоль фитоценотического градиента по весу на 5-м году жизни. В данной работе приведены результаты лишь для четырех видов по трем параметрам, причем для каждого вида отобрано лишь по три варианта, представляющих крайние части фитоценотического градиента (с максимальным и минимальным весом растения) и его центральную часть.

Результаты выполненной обработки показаны в табл. 1—3 и на рис. 1—3. В таблицах даны статистические оценки распределения, которое строилось для шести классов (h=(max—min)/6): значения средней арифметической ($\bar{X}$), коэффициента вариации (V), дисперсии (σ^2), асимметрии (A), эксцесса (E) и три параметра для оценки спектра жизненности, по Злобину: доля частот двух классов наименьших значений в распределении признаков ЦП (c), полусумма долей частот двух классов высших (a) и средних (b) значений в распределении признаков ЦП — $0.5\,(a+b)=0.5\,(1-c)=Z$, критерий хи-квадрат (χ^2).

Кроме того, для показа тренда поведения вида в сукцессии мы привели значение P (доля вида в общей фитомассе травостоя, %) и T (показатель тренда), который рассчитывается следующим образом

$$T=\frac{P_2-P_1}{P_{\min}},$$

где P_2 — доля вида в общей фитомассе 2-го года жизни травосмеси, P_1 — доля вида в общей фитомассе 1-го года жизни травосмеси, $P_{\min}$ — минимальное значение доли вида в общей фитомассе травосмеси.

Прокомментируем содержание таблиц и рисунков.

Е ж а с б о р н а я. Ежа сборная является ценотически сильным видом (Медведев, Сметанников, 1981; Ермакова и др., 1982). Однако условия чистого посева более благоприятны и для этого сильного вида, поскольку вес растения увеличивается от 4-го года жизни к 5-му, в то время как в травосмесях он к 5-му году начинает снижаться. Повышение долевого участия ежи в траво-

ТАБЛИЦА 1

Анализ изменения долевого участия некоторых видов трав в ходе сукцессии травосмесей и дифференциации их растений по весу

Вид	Вариант опыта	Год	Долевое участие		Параметры дифференциации								Тип спектра ЦП
			P	T	$\bar{X}$	V	σ^2	A	E	c	Z	χ^2	
Ежа сборная	Е	1980	57.95	—	0.60	—	—	—	—	—	—	—	—
		1981	97.71	—	13.81	79.78	121.55	1.09	—	0.46	0.27	3.59	Р
		1982	96.14	—	18.12	55.63	101.62	—	—	0.44	0.28	2.53	Р
		1983	98.25	—	20.51	84.29	298.85	1.02	—	0.42	0.29	2.26	Р
	КЕКл	1980	30.57	—	0.50	—	—	—	—	—	—	—	—
		1981	70.80	1.32	7.08	67.15	22.61	1.40	—	0.51	0.25	7.56	Д
		1982	32.98	−1.15	19.86	62.91	156.05	1.50	2.84	0.42	0.29	5.23	Р
		1983	35.50	0.08	11.84	93.95	123.78	1.72	2.17	0.54	0.23	8.22	Д
	КЕЛ	1980	11.50	—	0.50	—	—	—	—	—	—	—	—
		1981	61.94	4.39	10.09	97.27	96.32	1.66	2.35	0.51	0.25	8.67	Д
		1982	46.29	−0.34	12.59	93.60	138.95	2.73	8.50	0.56	0.22	11.81	Д
		1983	42.54	−0.09	6.93	112.21	60.47	2.16	5.32	0.55	0.23	12.68	Д
Тимофеевка луговая	Т	1980	57.80	—	1.00	—	—	—	—	—	—	—	—
		1981	92.39	—	8.24	69.57	32.89	1.10	—	0.47	0.27	4.31	Д
		1982	96.08	—	14.38	66.18	90.61	1.36	2.13	0.48	0.26	6.64	Д
		1983	87.03	—	20.95	90.97	363.94	1.60	—	0.51	0.24	6.41	Д
	ТКл	1980	16.00	—	1.30	—	—	—	—	—	—	—	—
		1981	49.40	2.09	6.97	75.37	27.62	0.90	—	0.46	0.27	3.59	Р
		1982	96.28	0.95	12.65	67.98	73.93	0.97	—	0.44	0.28	3.00	Р
		1983	87.51	−0.10	17.73	80.63	204.45	1.09	—	0.45	0.28	4.14	Р
	КЕТ	1980	2.54	—	1.20	—	—	—	—	—	—	—	—
		1981	1.45	−0.75	4.49	68.59	9.47	1.19	—	0.53	0.24	9.56	Д
Люцерна посевная	Л	1980	91.84	—	2.00	—	—	—	—	—	—	—	—
		1981	91.19	—	4.42	79.76	12.43	1.10	—	0.50	0.25	8.76	Д
		1982	99.54	—	8.21	70.34	33.38	0.84	—	0.50	0.25	6.88	Д
		1983	89.56	—	16.68	73.68	151.15	1.35	2.03	0.51	0.25	7.87	Д
	КОЛ	1980	70.38	—	2.10	—	—	—	—	—	—	—	—
		1981	16.46	−3.28	2.49	68.63	2.92	—	—	0.52	0.24	9.61	Д
		1982	37.96	1.32	3.75	50.29	3.55	—	—	0.44	0.28	8.29	Д
		1983	20.04	−0.89	8.85	94.47	69.96	1.40	—	0.56	0.22	10.35	Д
	КОЕКлЛ	1980	39.78	—	2.20	—	—	—	—	—	—	—	—
		1981	8.07	−3.93	3.42	96.19	10.85	1.75	2.34	0.58	0.21	14.88	Д
		1982	13.42	0.66	3.84	66.03	6.43	1.52	2.49	0.48	0.25	6.17	Д
		1983	3.59	−2.74	4.15	86.12	12.79	1.15	—	0.50	0.25	6.88	Д
Клевер луговой	Кл	1980	84.15	—	2.10	—	—	—	—	—	—	—	—
		1981	97.94	—	4.13	110.90	21.03	1.70	2.28	0.52	0.24	8.17	Д
		1982	98.63	—	3.93	54.83	4.63	—	—	0.48	0.26	5.24	Р
		1983	7.84	—	9.76	89.96	77.10	1.85	4.11	0.47	0.27	4.68	Р
	КлТ	1980	56.34	—	0.90	—	—	—	—	—	—	—	—
		1981	46.41	−0.21	3.26	84.16	7.54	1.28	—	0.52	0.24	7.82	Д
		1982	0.06	−772.5	1.85	80.99	2.25	2.04	4.88	0.44	0.27	7.12	Д
	КОЕКлЛ	1980	0.26	—	0.60	—	—	—	—	—	—	—	—
		1981	0.92	−9.06	2.86	107.66	9.47	2.28	4.80	0.56	0.22	11.47	Д

Примечание. Здесь и в табл. 2 и 3: Р — равновесный тип спектра ЦП, Д — депрессивный.

ТАБЛИЦА 2

Дифференциация по числу побегов некоторых видов многолетних трав в ходе сукцессии

Вид	Вариант опыта	Год	Параметры дифференциации								Тип спектра ЦП
			$\bar{X}$	V	σ^2	A	E	c	Z	χ^2	
Ежа сборная	Е	1980	2.70	—	—	—	—	—	—	—	—
		1981	20.72	73.63	232.77	1.23	—	0.38	0.31	4.09	Р
		1982	37.54	60.14	509.68	1.14	—	0.40	0.30	2.06	Р
		1983	34.11	80.35	751.47	1.34	—	0.38	0.31	0.50	Р
	КЕКл	1980	2.30	—	—	—	—	—	—	—	—
		1981	15.57	53.67	69.83	1.00	—	0.37	0.32	1.81	Р
		1982	34.86	49.06	292.45	—	—	0.44	0.28	5.47	Р
		1983	23.35	76.56	319.56	1.10	—	0.44	0.28	2.93	Р
	КЕЛ	1980	2.40	—	—	—	—	—	—	—	—
		1981	16.47	79.83	172.82	1.11	—	0.53	0.23	8.94	Д
		1982	28.16	62.78	315.50	1.17	—	0.48	0.26	4.76	Р
		1983	19.31	88.78	293.80	1.14	—	0.53	0.24	9.56	Д
Тимофеевка луговая	Т	1980	6.00	—	—	—	—	—	—	—	—
		1981	15.24	65.44	99.52	1.05	—	0.39	0.31	1.81	Р
		1982	25.16	56.99	205.61	1.07	—	0.48	0.26	5.82	Р
		1983	36.08	85.36	948.99	1.42	—	0.49	0.26	5.21	Р
	ТКл	1980	8.20	—	—	—	—	—	—	—	—
		1981	16.08	71.89	133.67	0.96	—	0.44	0.28	3.00	Р
		1982	26.19	61.71	261.39	0.63	—	0.40	0.30	1.12	Р
		1983	37.68	69.29	662.26	—	−1.29	0.49	0.26	7.61	Д
	КЕТ	1980	7.60	—	—	—	—	—	—	—	—
		1981	9.76	60.74	35.11	0.77	—	0.53	0.24	9.56	Д
Люцерна посевная	Л	1980	2.30	—	—	—	—	—	—	—	—
		1981	6.56	63.28	17.23	0.82	—	0.36	0.32	0.18	Р
		1982	7.36	62.70	21.30	1.14	—	0.44	0.28	2.65	Р
		1983	8.34	72.98	37.05	—	—	0.34	0.33	0.41	Р
	КОЛ	1980	1.80	—	—	—	—	—	—	—	—
		1981	3.90	62.65	5.97	—	—	0.32	0.34	0.54	Р
		1982	3.82	65.78	6.31	1.35	—	0.34	0.33	0.30	Р
		1983	8.19	67.35	30.39	—	—	0.35	0.33	0.07	Р
	КОЕКлЛ	1980	1.90	—	—	—	—	—	—	—	—
		1981	4.30	78.51	11.39	1.08	—	0.34	0.33	3.59	Р
		1982	1.84	47.05	0.75	—	—	0.40	0.30	5.23	Р
		1983	3.62	77.91	7.95	1.09	—	0.46	0.27	3.59	Р
Клевер луговой	Кл	1980	3.20	—	—	—	—	—	—	—	—
		1981	5.49	71.53	15.48	0.95	—	0.36	0.32	0.65	Р
		1982	7.68	41.29	10.06	—	—	0.24	0.38	3.00	Р
		1983	11.94	69.35	68.56	1.23	1.54	0.43	0.29	3.18	Р
	КлТ	1980	2.40	—	—	—	—	—	—	—	—
		1981	6.44	64.68	17.35	1.04	—	0.40	0.30	1.01	Р
		1982	6.12	67.38	17.00	1.27	—	0.28	0.36	1.71	Р
	КОЕКлЛ	1980	1.50	—	—	—	—	—	—	—	—
		1981	4.70	66.35	9.72	1.54	2.04	0.24	0.38	4.88	Р

ТАБЛИЦА 3

Дифференциация по максимальной высоте некоторых видов многолетних трав в ходе сукцессии

Вид	Вариант опыта	Год	Параметры дифференциации								Тип спектра ЦТ
			$\bar{X}$	V	σ^2	A	E	c	Z	χ^2	
Ежа сборная	Е	1980	34.40	—	—	—	—	—	—	—	—
		1981	93.92	15.27	205.75	—	—	0.32	0.34	0.54	Р
		1982	58.70	25.95	151.19	—	—	0.42	0.29	1.94	Р
		1983	93.04	21.92	416.04	−1.26	—	0.15	0.42	5.50	Р
	КЕКл	1980	37.10	—	—	—	—	—	—	—	—
		1981	90.16	13.38	145.64	—	—	0.31	0.35	2.18	Р
		1982	54.46	14.49	62.33	—	—	0.40	0.30	8.53	Д
		1983	81.58	19.18	244.87	—	—	0.26	0.37	1.22	Р
	КЕЛ	1980	33.80	—	—	—	—	—	—	—	—
		1981	87.32	18.90	272.48	−0.65	—	0.26	0.56	2.27	Р
		1982	44.03	22.63	99.30	0.63	—	0.40	0.30	2.06	Р
		1983	86.49	16.28	198.25	−0.83	—	0.25	0.38	2.06	Р
Тимофеевка луговая	Т	1980	59.20	—	—	—	—	—	—	—	—
		1981	78.33	13.01	103.89	—	—	0.33	0.34	1.56	Р
		1982	58.50	14.43	71.29		−1.43	0.40	0.30	5.23	Р
		1983	88.87	8.85	61.79	—	—	0.31	0.35	4.14	Р
	ТКл	1980	62.40	—	—	—	—	—	—	—	—
		1981	61.48	19.62	145.48	—	—	0.34	0.33	3.59	Р
		1982	51.84	20.89	117.24	—	—	0.34	0.33	1.47	Р
		1983	81.06	13.79	125.06	—	—	0.30	0.35	6.01	Д
	КЕТ	1980	65.30	—	—	—	—	—	—	—	—
		1981	74.18	12.61	87.57	—	—	0.31	0.35	1.31	Р
Люцерна посевная	Л	1980	46.20	—	—	—	—	—	—	—	—
		1981	64.80	15.76	104.28	—	—	0.34	0.33	1.47	Р
		1982	36.86	17.39	41.10	—	—	0.32	0.34	3.47	Р
		1983	75.53	13.49	103.82	—	—	0.36	0.32	1.94	Р
	КОЛ	1980	34.20	—	—	—	—	—	—	—	—
		1981	56.86	14.79	70.82	—	—	0.28	0.36	1.12	Р
		1982	35.82	20.18	52.23	—	—	0.38	0.31	7.12	Д
		1983	66.05	21.49	201.47	—	—	0.30	0.35	1.50	Р
	КОЕКлЛ	1980	38.10	—	—	—	—	—	—	—	—
		1981	59.92	16.11	93.18	—	—	0.36	0.32	1.24	Р
		1982	37.66	20.06	57.05	—	—	0.34	0.33	1.47	Р
		1983	72.40	16.89	149.67	—	—	0.34	0.33	2.41	Р
Клевер луговой	Кл	1980	40.50	—	—	—	—	—	—	—	—
		1981	54.30	19.80	115.64	—	—	0.30	0.35	0.54	Р
		1982	18.62	31.29	33.95	—	—	0.30	0.35	1.01	Р
		1983	57.98	17.63	104.48	—	—	0.39	0.31	6.81	Д
	КлТ	1980	25.60	—	—	—	—	—	—	—	—
		1981	45.02	20.62	86.14	—	—	0.34	0.33	1.47	Р
		1982	15.68	29.70	21.69	—	—	0.36	0.32	0.18	Р
	КОЕКлЛ	1980	25.90	—	—	—	—	—	—	—	—
		1981	49.04	15.28	56.16	—	—	0.54	0.23	14.41	Д

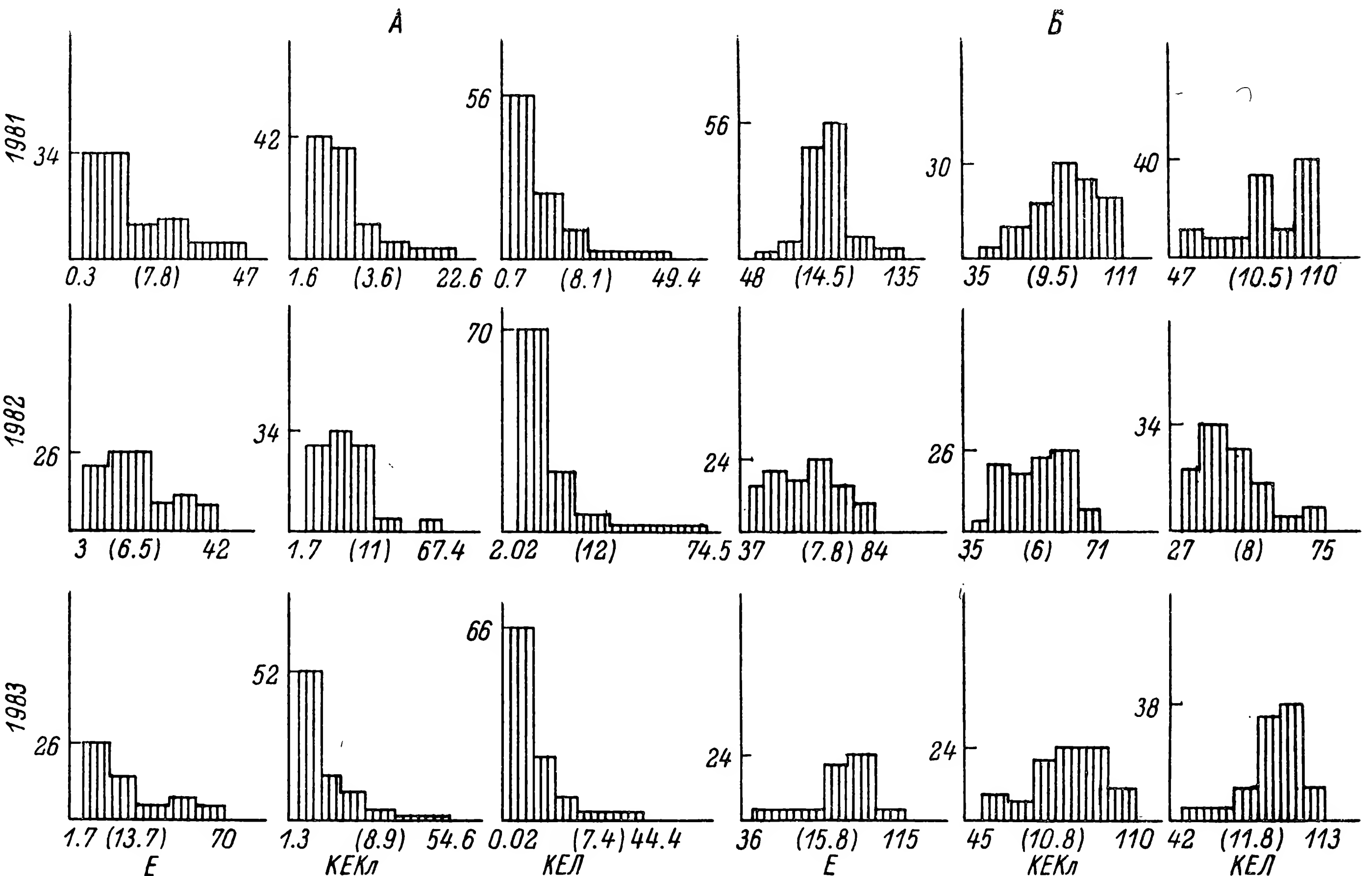


Рис. 1. Гистограммы распределения веса одного растения (*А*) и максимальной высоты (*Б*) ежи сборной в разных вариантах опыта 3—5-го годов жизни травосмесей.

Здесь и на рис. 2 и 3: *по оси ординат* — частота, %, *по оси абсцисс* — вес одного растения, г (*А*) и максимальная высота, см (*Б*); показаны минимальное и максимальное значения, в скобках — величина каждого из шести классов.

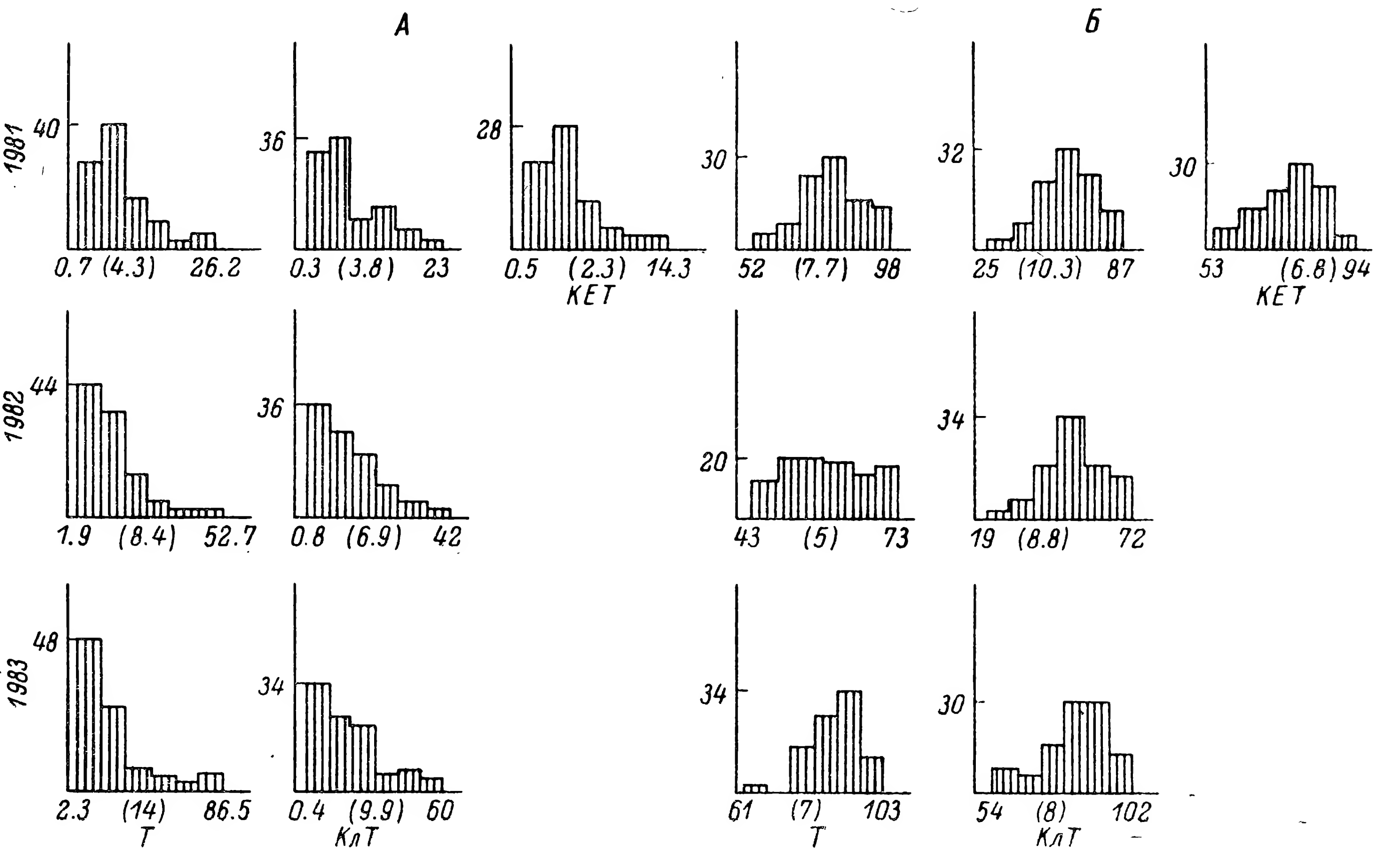


Рис. 2. Гистограммы распределения веса одного растения (*А*) и максимальной высоты (*Б*) тимофеевки луговой в разных вариантах опыта на 3—5-м годах жизни травосмесей.

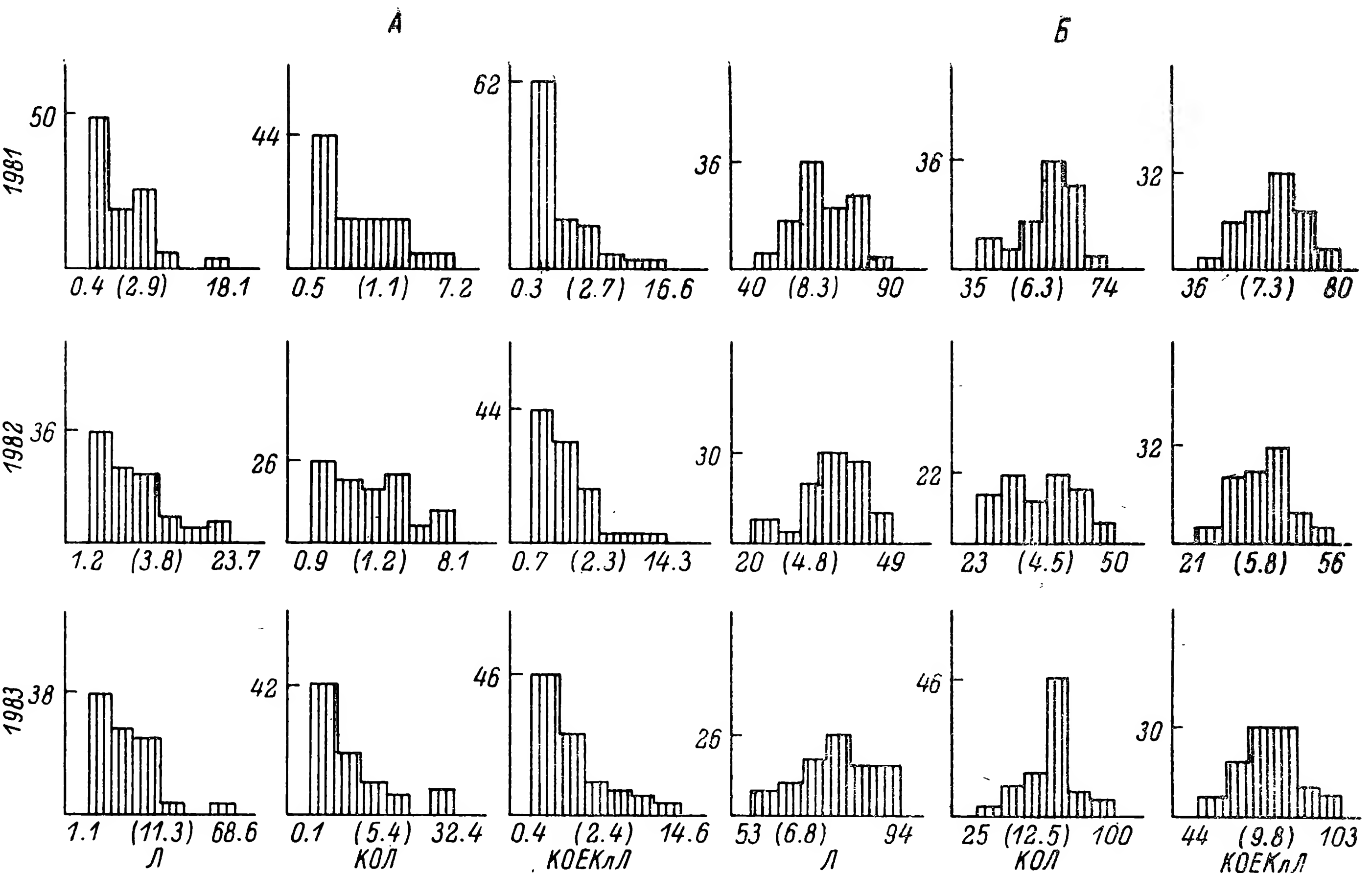


Рис. 3. Гистограммы распределения веса одного растения (*А*) и максимальной высоты (*Б*) люцерны посевной в разных вариантах опыта на 3—5-м годах жизни травосмесей.

смесях отмечалось вплоть до 3-го года жизни, а поскольку увеличение мощности растений продолжалось и на 4-м году, можно говорить о противоречии между стратегией популяции и индивидуума и элементе запаздывания у последнего. По характеру ценотического режима травосмесь с клевером была для ежи более благоприятной, чем с люцерной, что вполне понятно: на 3—4-м годах жизни происходит массовое отмирание клевера и, несмотря на то что в основном его замещает вегетативно подвижный злак — костер, некоторые дополнительные ресурсы перепадают и на долю ежи. От 3-го года жизни к 5-му в чистом посеве ежи происходит увеличение V, σ^2, а в вариантах КЕКл и КЕЛ изменение σ^2 следует за изменением $\bar{X}$, и на 5-м году жизни отмечается его уменьшение. Почти во всех случаях распределение асимметрично, причем A возрастает по мере увеличения неблагоприятности среды и дополняется E. По Злобину, в условиях чистого посева популяции равновесные, в условиях травосмесей — депрессивные.

Изменение общего числа побегов ЦП подчиняется тем же закономерностям, что и вес растений, с той лишь разницей, что даже в чистом посеве к 5-му году жизни намечается уменьшение общего числа побегов, A выражена в более слабой степени, E не проявляется и соответственно лишь в травосмеси КЕЛ отмечается депрессивный тип спектра.

Для высоты растений в соответствии с взглядами J. Harper и Злобина A не характерна. Наши данные подтверждают это, и соответственно по этому параметру все три популяции можно рассматривать как равновесные. В целом следует отметить, что по ряду вес → число побегов → высота происходят устойчивое уменьшение V и угасание асимметричности распределения.

Т и м о ф е е в к а л у г о в а я. Тимофеевка луговая, напротив, ценотически слабый вид, идеальным партнером которого является только клевер. В травосмесях при участии других компонентов она выпадает к 4-му году жизни. В чистом посеве в течение 5 лет жизни продолжают увеличиваться и $\bar{X}$, и σ^2. Распределение слабоасимметрично (но все же более симметрично, чем у ежи сборной), тип спектра депрессивный. Совместное обитание с клевером очень благоприятно для тимофеевки: увеличиваются $\bar{X}$ и σ^2 этого показателя, вплоть до 4-го года жизни травосмеси увеличивается доля участия тимофеевки в ней, и лишь к 5-му происходит ее некоторое снижение за счет массового развития сорняков, причем вновь наблюдается расхождение оптимума популяции и индивидуума. A выражена слабее, чем в чистом посеве, тип ценопопуляции равновесный.

В варианте КЕТ, где тимофеевка выпадает на 4-м году жизни и поэтому авторы располагают данными о характере ЦП лишь для одного года, $\bar{X}$ уменьшается в 4 раза по сравнению с чистым посевом, резко снижается значение σ^2 и проявляется четко выраженный депрессивный тип.

Анализ дифференциации ЦП по общему числу побегов, как и в случае с ежой сборной, в основном повторяет картину, полученную при изучении дифференциации популяций по весу, а распределение популяций по высоте растений вновь показывает соответствие нормальному типу и равновесным ЦП. Как и при рассмотрении ежи сборной, мы можем отметить уменьшение V и A по ряду вес → общее число побегов → высота.

Л ю ц е р н а п о с е в н а я. Несмотря на то что в чистом посеве растения люцерны более крупные, чем в травосмесях, в целом $\bar{X}$ увеличивается во всех вариантах опыта. Доля участия люцерны в травосмесях флуктуирует: на 3-м году жизни отмечалось некоторое ее уменьшение, на 4-м — ее вновь стало несколько больше, а на 5-м году началось ее снижение, видимо, уже устойчивое.

Изменения σ^2 в целом соответствовали изменению $\bar{X}$, A и E также показывали хорошее соответствие ранее отмеченным закономерностям. Однако на 5-м году жизни люцерны в травосмеси КОЕКлЛ измельчание растений и выпадение крупных особей привели к уменьшению A и отсутствию достоверных значений E. Во всех трех вариантах во все годы наблюдений спектр популяций соответствовал депрессивному. Это заставляет вспомнить высказывание (R. Turkington e. a., 1977; Миркин, 1982) о том, что конкуренция в бобовых сообще-

ствах более жесткая, чем в злаково-бобовых, где злаки смягчают конкуренцию между бобовыми.

Анализ дифференциации популяций по общему числу побегов позволяет рассматривать ЦП всех трех вариантов как равновесные.

При анализе высоты растений мы вновь встречаемся с симметричным типом распределения и равновесным спектром популяции по этому параметру. Изменения V и A по ряду из трех параметров также повторяют уже ранее выявленные закономерности.

Клевер луговой. Клевер луговой в отличие от ранее рассматриваемых видов является растением с укороченным сроком жизни. Апогей его участия в травостое достигается на 2-м году жизни, к 4-му году он практически выпадает из травосмеси с тимофеевкой, а в сложной травосмеси срок его жизни ограничен 3 годами.

В чистом посеве распределение клевера так же, как и люцерны, резко асимметрично по весу растений и сопровождается выраженным E, хотя, по Злобину, два последних года оцениваются не как депрессивные, а как равновесные. Внезапно возникшая асимметричность на 4-м году жизни должна быть объяснена неблагоприятными климатическими условиями (сухой год): стресс засухи снизил конкуренцию за свет.

В травосмеси с тимофеевкой распределение клевера было сильно асимметрично, и на 4-м году жизни для сохранившихся экземпляров отмечалось высокое значение E.

В сложной травосмеси единственный выполненный учет на 3-м году жизни выявил сильно асимметричную популяцию с высоким E и депрессивным спектром.

Анализ дифференциации ЦП по общему числу побегов, как и у трех выше рассмотренных видов, выявил те же закономерности, которые были охарактеризованы по весу растений. Дифференциация ЦП по высоте показала их соответствие симметричному типу и соответственно равновесному спектру. Исключение составили лишь ЦП в «предсмертном состоянии»: на 5-м году жизни — чистый посев, на 3-м — сложная травосмесь, где вследствие обострения конкуренции проявился депрессивный тип спектра. Отсутствие достоверных значений коэффициентов A и E при депрессивном типе спектра ЦП связано со спецификой предложенной Злобиным системы построения спектра, которая в некоторых случаях может выявить закономерности, ускользающие при традиционном статистическом анализе.

В заключение сделаем ряд выводов по результатам выполненного исследования.

1. Положение Harper и Злобина о выраженности асимметричного типа распределения веса и числа побегов и симметричного высоты растений подтвердилось.

2. Анализ дифференциации ЦП является информативным критерием для ценодиагностики: чем благоприятнее ценотический режим для ЦП, тем менее выражена асимметричность, но выше σ^2.

3. Метод оценки спектра жизненных состояний по Злобину наиболее целесообразно применять к данным о весе растений. Учитывая, что при рассмотрении массового материала авторы ни разу не встретились с процветающим спектром при наличии в исследуемых травосмесях бесспорно процветающих ЦП, можно сделать вывод, что указанный у Злобина тип спектра может быть наблюдаем только в «оппортунистических» популяциях однолетников R-стратегов (Grime, 1979) или в популяциях многолетников, но только на первых стадиях развития, которые мы не исследовали. В связи с этим, быть может, есть смысл отказаться от предложенных Злобиным терминов и именовать три выделенных им спектра соответственно правоасимметричным (ПА), равновесным (Р) и левоасимметричным (ЛА).

4. Высказанное Злобиным положение об оптимальности конвергентного типа ЦП, при котором происходит уменьшение σ^2, видимо, не универсально. У всех исследованных нами ЦП по трем параметрам с возрастом происходило увеличение σ^2. Это несложно объяснить: растения тем полнее используют среду, чем дифференцированнее их ЦП. Для древесных растений это блестяще доказал С. А. Дыренков (1970, 1984).

ЛИТЕРАТУРА

Дыренков С. А. Количественная оценка степени сложности лесных фитоценозов. — Бот. журн., 1970, т. 55, № 6, с. 777—786. — *Дыренков С. А.* Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука, 1984. 174 с. — *Ермакова И. М., Жукова Л. А., Миронова Л. С.* Динамика ценопопуляций ежи сборной и овсяницы луговой в искусственных фитоценозах Псковской области. — В кн.: Биология, экология и взаимоотношение ценопопуляций растений (материалы конференции). М.: Наука, 1982, с. 93—96. — *Злобин Ю. А.* Оценка качества подроста древесных растений. — Лесоведение, 1970, № 3, с. 93—102. — *Злобин Ю. А.* Оценка качестве ценопопуляций подроста древесных пород. — Лесоведение, 1976, № 6, с. 72—79. — *Злобин Ю. А.* Ценопопуляционная диагностика экотопа. — Экология, 1980а, № 2, с. 22—30.— *Злобин Ю. А.* О неравноценности особей в ценопопуляциях растений. — Бот. журн., 1980б, т. 65, № 3, с. 311—322. — *Злобин Ю. А.* Об уровнях жизненности растений. — Журн. общ. биол., 1981, т. 42, № 4, с. 492—505. — *Куркин К. А.* Системное конструирование луговых травосмесей. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1983, т. 88, вып. 4, с. 3—14. — *Куркин К. А.* Фитоценотическая конкуренция. Системные особенности и параметрические характеристики. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 4, с. 437—447. — *Медведев П. В., Сметанников А. И.* Кормовые растения европейской части СССР. Справочник. Л.: Колос, 1981, с. 202—204. — *Миркин Б. М.* (*Рец.*). *Р. А. Теркингтон, П. Б. Каверс, Л. Б. Арсен.* Взаимоотношения соседства в злаково-бобовых сообществах. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 3, с. 392—394. — *Миркин Б. М., Антонова Н. Д., Горская Т. Г., Янтурин С. И.* К анализу поведения некоторых видов многолетних трав в различных экологических и ценотических условиях. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 4, с. 810—816. — *Миркин Б. М., Горская Т. Г., Нуритдинов И. Ф. и др.* Травосеяние и фитоценология. — Науч. докл. высш. школы, Биол. науки, 1984, № 3, с. 5—15. — *Grime J. P.* Plant strategies and vegetation processes. Chichester; N. Y.: John Wiley a. Sons, 1979. 222 p. — *Harper J. L.* Population biology of plants. London etc.: Acad. Press, 1977. 892 p.— *Rabotnov T. A.* Bibliography of papers on the problems of coenopopulations published in the U. S. S. R. Parts I, II, III. — Excerpta Bot. Stuttgart; N. Y.: Gustav Fischer, 1980, Bd 20, p. 71—96a, 171—206; 1981, Bd 21, p. 91—119.— *Turkington R. A., Cavers P. B., Aarssen L. W.* Neighbour relationships in grass-legume communities. I. Interspecific contacts in four grassland communities near London. Ontario. — Canad. J. Bot., 1977, vol. 55, N 21, p. 2701—2711.

Башкирский государственный университет,
Уфа.

Получено 21 II 1985.

SUMMARY

Processes of differentiation of perennial herbs (*Dactylis glomerata*, *Phleum pratense*, *Medicago sativa*, *Trifolium pratense* coenopopulations) have been studied in the course of successions of different variants of mixed herbaceous crop 3-5 years old. A coenotical interpretation of the main statistical parameters of the differentiation of plants according to their weight, shoot number and height is given.

СООБЩЕНИЯ

УДК 561 : 551.734

А. Р. Ананьев, Т. В. Захарова

О *PROTOHYENIA JANOVII* (*CLADOXYLOPSIDA*) ИЗ ЭМСА СИБИРИ

A. R. ANANIEV, T. V. ZAKHAROVA. ON *PROTOHYENIA JANOVII* (*CLADOXYLOPSIDA*) FROM THE EMSIAN OF SIBERIA

Изучена морфология и анатомия *Protohyenia janovii* из верхнеэмсских отложений Сибири. Обнаружена более сложная структура боковых придатков, бифуркировавших до 4 раз. Каждый фертильный придаток мог нести до 16 терминальных спорангиев. Изучено анатомическое строение оси на продольном срезе. Многопучковая ксилема, состоящая из точечных трахеид, указывает на родство с кладоксиловыми.

Первое описание рода *Protohyenia*, остатки которого были собраны из верхнеэмсских отложений в карьере у с. Торгашина около г. Красноярска, было дано одним из авторов статьи (Ананьев, 1957). В работе были приведены описание, диагноз и реконструкция *P. janovii.* Базальная часть растения была изображена по аналогии с родом *Hyenia*, хотя горизонтальные оси в коллекции отсутствуют. Позже А. Р. Ананьев (Ananiev, 1964) опубликовал предварительное сообщение о многопучковой анатомии *Protohyenia.* Он рассматривал этот род как промежуточное звено между псилофитами (в старом понимании) и протоартикулятами, филогенетически связанными с членистостебельными.

Реконструкция *Protohyenia* во многих работах (Mägdefrau, 1959; Zimmermann, 1959; Andrews, 1966, и др.) воспроизведена как иллюстрация гипотетической начальной стадии в эволюции членистостебельных. С тех пор *Protohyenia* не изучалась, а изображения ее анатомического строения оставались неопубликованными.

Торгашинское местонахождение, из которого собраны остатки *P. janovii*, расположено на юго-западной окраине г. Красноярска, в правом борту долины р. Енисей в 1000 м к западу от с. Торгашина. Местонахождение приурочено к восточной стенке заброшенного карьера, из которого добывались девонские красные песчаники и подстилающие их кембрийские известняки. Флороносный слой залегает в карьере среди пачки красноцветных песчаников и мергелей видимой мощностью около 12 м. Пачка залегает трансгрессивно на размытой поверхности сильно складчатых кембрийских известняков, содержащих обильную фауну археоциат и трилобитов. Стратиграфически — это низы красноцветной пониковской (Ананьев, 1954) или, по современной терминологии, яхонтовской («Решения Всесоюзного совещания. . .», 1982) свиты. Совместно с растениями были найдены несколько отпечатков ракоскорпиона Hugmilleria lata (?) Störmer; его возраст, по Н. И. Новожилову (Novojilov, 1959), — «предположительный нижний девон», который определен, видимо, на основании флористической датировки слоев. Кроме *Protohyenia janovii*, во флороносном слое найдены *Prototaxites forfarensis* (Kidston et Lang) Pia, *Minusia antiqua* Tschirkova, *Zosterophyllum myretonianum* Penhallow, *Z. llanoveranum* Croft et Lang, *Distichophytum mucronatum* Mägdefrau, *Sawdonia ornata* (Daws.) Hueber, *Margophyton goldschmidtii* (Halle) Zakharova, *Pectinophyton bipectinatum* Ananiev, *Protobarinophyton obrutschevii* Ananiev, *Jenisseiphyton rudnevae* (Peresvetov) Ananiev, *Drepanophycus spinaeformis* Göepp., *Platyphyllum fasciculatum* Ananiev, *Enigmophyton höegii* Ananiev, *Broeggeria laxa* Ananiev, *Rellimia thomsonii* (Daws.) Leclercq et Bonamo.

Возраст Торгашинского местонахождения девонских растений Рыбинской впадины является предметом давних дискуссий. Его стратиграфическое положение определяется в самых широких пределах: от нижнего до верхнего девона включительно (Криштофович,1955; Ананьев, 1957; Андреева и др., 1962). Между тем — это одно из самых богатых местонахождений проптеридофитовой флоры Сибири.

Ниже мы приводим анализ стратиграфического и географического распределения родов, присутствующих в Торгашинском комплексе, что поможет нам определить его возраст. *Prototaxites* существовал с лудлова по фран включительно (Chaloner, Sheerin, 1979). Род *Zosterophyllum* — один из древнейших в девонской флоре. Наибольшего морфологического разнообразия его виды достигли в зигене, сохранили ту же форму организации в эмсе и не вышли за пределы последнего (Chaloner, 1970). Стратиграфический диапазон родов *Jenisseiphyton*, *Protobarinophyton*, *Minusia*, *Pectinophyton* ограничивается нижним девоном (Ананьев, 1959), хотя первые два изредка встречаются и в низах эйфеля. Род *Distichophytum* является характерной зиген-эмсской формой Канадской Арктики, Западной Европы и Сибири (Ананьев, 1959; Hueber, 1972). Род *Sawdonia* известен из громадного числа местонахождений верхнего зигена — эмса Северной Америки (Hueber, 1971), Западной Европы (Zdebska, 1972), Сибири (Ананьев, Степанов, 1968) и других мест, хотя есть утверждения о его находках в среднем и даже верхнем девоне. Род *Margophyton* отмечен в нижнем девоне Азии и Европы (Захарова, 1981). Род *Drepanophycus* существовал с середины зигена по средний девон включительно в Северной Америке, Европе и Азии (Grierson, Banks, 1963; Юрина, 1969). Род *Enigmophyton*, кроме Торгашино, описан из живета Шпицбергена (Höeg, 1942). Род *Platyphyllum*, находки которого приурочены к северному полушарию, имеет очень широкую стратиграфическую амплитуду от эмса по фамен включительно (Chaloner, Sheerin, 1979). Род *Broeggeria* указан из нижнего девона Северной Америки и среднего девона Норвегии (Chaloner, Sheerin, 1979). Сибирский эндемик *Protohyenia* относится к кладоксиловым растениям, которые появляются со среднего девона (Skog, Banks, 1973), но проходят и в самые верхи эмса. Прогимносперм *Rellimia* характерен для среднего девона (Leclercq, Bonamo, 1971), но появление его зафиксировано также в верхнем эмсе (далейские сланцы).

Торгашинский растительный комплекс по набору и сочетанию родов ближе всего соответствует зоне *Psilophyton*, по H. Banks (1979), отвечающей верхам зигена—эмсу, а его разнообразный состав может свидетельствовать об очень близком к границе эмса и эйфеля положении, не выходящем за пределы первого.

В последнее время был сделан ряд важных открытий в отношении группы кладоксиловых растений, хотя их место в системе высших растений все еще недостаточно выявлено. История систематики и номенклатуры девонских и нижнекаменноугольных растений с многопучковой древесиной в осях достаточно полно освещена в литературе (Skog, Banks, 1973; Scheckler, 1974), поэтому мы ограничимся кратким обзором. Следы группы ведут в верхний эмс, в среднем девоне к ней относятся роды *Calamophyton* (Leclercq, Schweitzer, 1965; Schweitzer, 1973), возможно, *Hyenia* (Schweitzer, 1972), *Pseudosporochnus* (Leclercq, Banks, 1962) и *Ibyka* (Skog, Banks, 1973), в верхнем девоне найден *Rhymokalon* (Scheckler, 1975), в нижнем карбоне — *Cladoxylon* (Hirmer, 1927). *Cladoxylon scoparium* Kräusel et Weyland, ранее описанный из среднего девона ФРГ, как показали H. J. Schweitzer и P. Giessen (1980), идентичен противоотпечатку голотипа *Calamophyton*, что указывает на то, что, возможно, род *Cladoxylon* в девоне не существовал вообще.

Соотношение родов и их группирование в семейства и порядки даны J. Skog и H. Banks (1973). Мы помещаем *Protohyenia* на основании многопучковой анатомии, сложной структуры боковых придатков и терминальных спорангиев в порядок *Pseudosporochnales* класса *Cladoxylopsida*. Существует несколько точек зрения относительно систематического положения и филогенетических связей девонских кладоксиловых. Одни исследователи (Kräusel, Weyland, 1926; Hirmer, 1927; Ананьев, 1957; Skog, Banks, 1973), учитывая наличие мутовчатых придатков и прототипа спорангиофоров, считают их протоартикулятами, т. е. предшественниками членистостебельных. Другие, указывая на от-

сутствие членистости, скорее спиральное, чем мутовчатое, расположение боковых придатков и особенности анатомического строения, включают кладоксиловые в состав настоящих папоротников (Leclercq, 1970; Schweitzer, 1972, 1973). Третьи допускают, что часть кладоксиловых может быть отнесена к папоротникам (со множеством дискретных пучков и периферическими петлями), а другая (с одной сильно рассеченной стелой и протоксилемными лакунами) — к членистостебельным (Scheckler, 1975). На наш взгляд, кладоксиловые — промежуточная группа, ведущая к членистостебельным и папоротникам, но ни теми, ни другими ее представители не являются, формируя совершенно самостоятельный класс отдела *Pteridophyta*. Вопрос об эволюционных предшественниках кладоксиловых также еще далек от разрешения. R. Kräusel (1950) считал их дериватами псилофитов, S. Leclercq (1954) развивала идею их независимого от псилофитов происхождения, основываясь на гипотезе полифилии. Skog и Banks (1973) указывают, что родоначальниками группы могли быть тримерофиты. Действительно, тримерофиты — растения с четко выраженной главной осью и гроздьями терминальных парных спорангиев (Banks, 1975) внешне довольно сходны с древними кладоксиловыми. Для того чтобы из центрархного пучка ксилемы тримерофитов сформировалась стела со множеством дискретных пучков, нужно несколько промежуточных стадий: рассечение стелы, образование актиностелы, затем ее медуляция. Недавно сообщенный P. Gensel (1984) из нижнего эмса Северной Америки тримерофит с сильно рассеченной стелой делает предположение о наличии близких филогенетических связей тримерофитов и кладоксиловых еще более вероятным.

Мы изучили образцы *P. janovii* Ananiev № 150—157, собранные Ананьевым в 1954 г. и хранящиеся в коллекции Палеонтологического музея Томского государственного университета. Морфология скрытых в породе стерильных и фертильных придатков была изучена с помощью техники препарирования под бинокуляром. Лишь у одного образца обнаружена сильно уплощенная ось, частично минерализованная лимонитизированным пиритом. Для изготовления срезов маленькие кусочки окаменелости были проварены в канифоли и пришлифованы вручную с помощью самого тонкого карборундового порошка. После приклеивания канадским бальзамом к предметному стеклу противоположная сторона аншлифа была отполирована двуокисью хрома.

Отдел *Pteridophyta*
Класс *Cladoxylopsida*
Порядок *Pseudosporochnales*
Семейство *Pseudosporochnaceae*
Род *Protohyenia* Ananiev, 1957

Тип рода: *P. janovii* Ananiev, 1957; верхний эмс; Рыбинская впадина, с. Торгашино, близ г. Красноярска.

Краткое описание. Небольшое растение с главной слегка изогнутой осью. Базальная часть основной оси неизвестна. От главной оси мутовчато (?) отходят дихотомирующие до 4 раз боковые придатки, снабженные проводящими пучками. Фертильные придатки имеют ту же форму, что и стерильные, но заканчиваются мелкими, удлиненными, парными сросшимися у основания спорангиями. Вдоль главной оси проходят несколько пучков ксилемы, состоящей из точечных трахеид.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. *Protohyenia* на основании анатомии многопучкового типа, сложной структуры боковых придатков и терминальных спорангиев может быть отнесена к кладоксиловым. У нее в отличие от других родов с подобным анатомическим строением не известно ветвление, а наблюдается только главная ось и отходящие от нее боковые придатки. Род *Pseudosporochnus* (Leclercq, Banks, 1962) отличается от описываемого нами пальчато-дихотомическим ветвлением, образующим «корону» ветвей, трихотомией некоторых побегов и наличием гнезд склереид в коре. Корону ветвей образует и род *Calamophyton*. Кроме того, *Calamophyton* и *Hyenia* имеют очень сложную структуру спорангиофоров, дихотомирующих 12 (*Hyenia*) или 6 (*Calamophyton*) раз (Leclercq, Andrews, 1960;

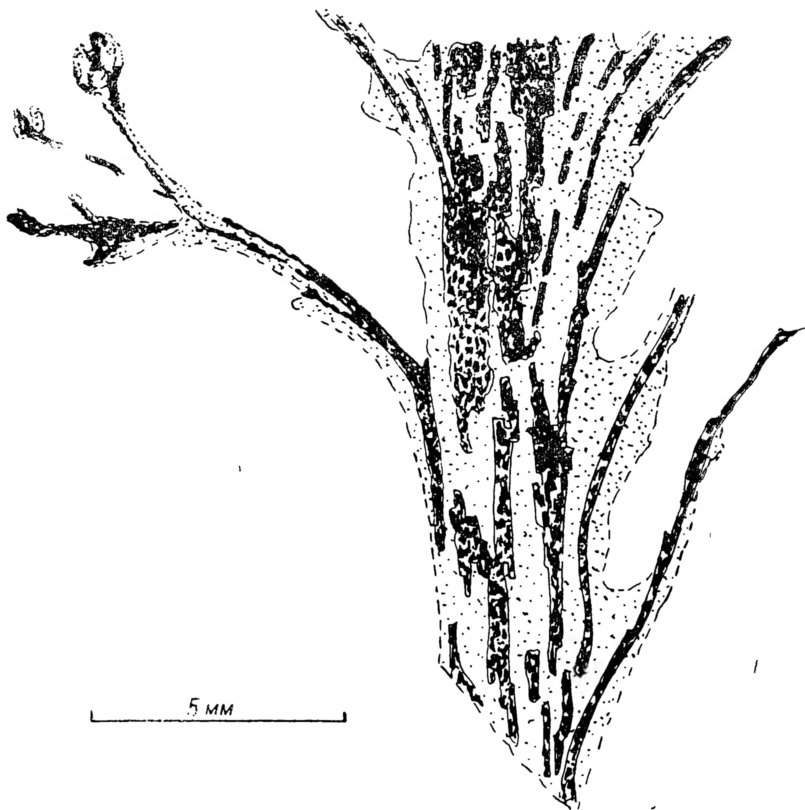


Рис. 1. *Protohyenia janovii.*

Экз. № 150, фрагмент оси с углистыми тяжами, вероятно соответствующими пучкам ксилемы, и боковой придаток с терминальными спорангиями.

Leclercq, 1961; Schweitzer, 1972, 1973). Спорангии *Hyenia* и *Calamophyton* из-за изогнутости ножек обращены вниз. К тому же главная ось спорангиофоров этих родов завершается характерным стерильным придатком. Род *Ibyka* (Skog, Banks, 1973) имеет сильно рассеченную протостелу и 3 порядка ветвления с дихотомирующими до 5 раз конечными придатками. Спорангии *Ibyka*, хотя и сидят на прямых ножках, но по форме овальные, а не удлиненные, как у *Protohyenia*. Род *Rhymokalon* (Scheckler, 1975) отличается от *Protohyenia* тремя порядками ветвления и многореберной ксилемой, к тому же поверхность осей *Rhymokalon* покрыта многочисленными волосками.

Protohyenia janovii Ananiev, 1957

(рис. 1 и 2; табл. I, *1—3*; табл. II, *1—4*)

Голотип. Экземпляр № 153, изображенный в табл. II, *1—4*, ось *a* (Ананьев, 1957, табл. I, фиг. 2, *a*).

Описание материала (рис. 1 и 2). Экземпляр, изображенный на табл. I, *3*, имеет четко выраженную, прямую, слегка изогнутую главную ось длиной 8.5, шириной у основания 0.4 см. К вершине ось постепенно сужается до острия. Поверхность отпечатка несет неясную ребристость, причем каждому ребру соответствует черный углистый тяж. Эти тяжи (пучки ксилемы) шириной 0.3—0.1 мм, отгибаясь, входят в боковые придатки (рис. 1), как это наблюдается у родов *Calamophyton* и *Pseudosporochnus* (Skog, Banks, 1973). На этом экземпляре боковые придатки в основном стерильные и расположены по краям оси через равные интервалы примерно в 5 мм. Их видимая длина 15 мм. Супротивное расположение боковых придатков позволяет предположить, что при жизни они прикреплялись к оси мутовчато. Придатки имеют различную степень сохранности. Наиболее полно сохранившийся придаток (табл. I, *3*, при-



Рис. 2. *Protohyenia janovii.*

а, б — экз. № 150; *в—е* — экз. № 153 — различные типы сложно дихотомирующих боковых придатков, заканчивающихся терминальными парными спорангиями.

даток *1*) длиной 13 мм несет следы четырех дихотомирований, причем первый раз придаток разделяется у самого основания, образуя две лопасти, одна из которых сохранилась в виде обрывка 1.5 мм дл. Другая лопасть дихотомирует трижды, заканчиваясь слегка расширяющимися на конце сегментами. Ниже расположен придаток (табл. I, *3*, придаток *2*), который сохранился значительно хуже, но здесь видно, что в каждую лопасть входят два разных пучка ксилемы. На рис. 1 видно, что тяжи в оси проходят на расстоянии друг от друга, почти не сливаясь.

Противоотпечаток этого экземпляра (табл. I, *2*) дает еще более четкое представление о том, что проводящая система растения состоит из отдельных тяжей. Тяжи до 0.3 мм шир. иногда накладываются на соседние, но некоторые могут быть прослежены почти по всей длине оси. Главная ось в месте отхождения боковых придатков расширяется до 6 мм, и тяжи ксилемы здесь лежат более свободно, почти не соприкасаясь, выше в «междоузлиях» ось сужается до 3 мм и здесь тяжи располагаются более плотно, компактно. Видимое число тяжей достигает приблизительно 10 на ширину оси. Сокращения числа тяжей выше каждой пары придатков не наблюдается, что, по-видимому, связано с их дихотомированием.

На табл. II, *4* изображен отпечаток двух лежащих крест-накрест осей *P. janovii*. Ось *б* длиной 5.5 см и шириной 3—4 мм несет чередующиеся боковые придатки. На поверхности оси параллельно расположены проводящие пучки, представленные углистыми тяжами 0.1 мм шир. В нижней части, где тяжи располагаются более свободно, их насчитывается до 8 на ширину оси. Выше тяжи местами сливаются в одну ребристую полосу. Некоторые тяжи, отгибаясь,

входят в боковые придатки. Придатки длиной до 15 мм дихотомируют до 3 раз. Один из придатков (придаток *1*) несет на концах ответвлений мелкие сросшиеся у основания пары спорангиев 2 мм дл. и 1.5 мм шир.

Ось *a* этого экземпляра (голотип) длиной 9.5 см, шириной 6 мм в основании и около 1 мм в вершине фертильна почти полностью. Поверхность оси покрыта параллельными углистыми тяжами 0.1—0.3 мм шир. Число тяжей в нижней части оси 8, у вершины — 4. Расстояние между тяжами варьирует, равняясь в основном ширине тяжей. По обе стороны оси в почти супротивном расположении отходят боковые придатки, максимальная длина которых достигает 2 см. Число дихотомирований у придатков различно. На табл. II, *4* (придаток *1*) показан отпрепарированный придаток, дихотомирующий 4 раза, как и придаток *2*, видимый на естественном сколе. Придаток *3*, вероятно, сохранившийся частично, дихотомирует всего 2 раза. Придатки этого экземпляра заканчиваются удлиненными, мелкими, на прямых ножках парами спорангиев, по-видимому, сросшихся у основания. Однако не исключено, что это — одиночные раскрывшиеся спорангии. Длина каждого спорангия 2, ширина 1 мм. Маленький кусочек главной оси этого экземпляра был пиритизирован в основании, что позволило изготовить продольный срез, описанный ниже.

Монтаж обрывков боковых придатков (рис. 2) и препарирование под бинокуляром позволяют представить целый фертильный придаток в виде сложной структуры, дихотомировавшей не менее 4 раз и несшей в общей сложности до 16 пар спорангиев. На табл. I, *1* видны гроздья спорангиев, найденные вместе с осями типа *P. janovii*, что в какой-то степени подтверждает реконструкцию.

Продольный срез с тремя ксилемными пучками изображен на табл. II, *1*. Каждый пучок ксилемы на срезе соответствует одному углистому тяжу отпечатка. В пучках видны только точечные трахеиды (табл. II, *2* и *3*). Расстояние между пучками 0.6 и 0.3 мм соответственно. Диаметр трахеид около 50 мкм, ширина пучков примерно 0.3 мм.

Авторы выражают признательность С. В. Мейену за оказанную помощь при работе над статьей.

ЛИТЕРАТУРА

Ананьев А. Р. О нижнедевонской флоре юго-восточной части Сибири. — В кн.: Вопросы геологии Азии. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954, с. 287—324. — *Ананьев А. Р.* Новые ископаемые растения из нижнедевонских отложений у с. Торгашино в юго-восточной части Западной Сибири. — Бот. журн., 1957, т. 42, № 5, с. 691—702. — *Ананьев А. Р.* Важнейшие местонахождения девонских флор в Саяно-Алтайской горной области. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1959. 99 с. — *Ананьев А. Р., Степанов С. А.* Находки органов спороношения у *P. princeps* Dawson emend. Halle в нижнем девоне Южно-Минусинской котловины (Зап. Сибирь). — Тр. Томск. ун-та, 1968, сер. геол., т. 202, с. 30—46. — *Андреева Е. М., Петросян Н. М., Радченко Г. П.* Новые данные по фитостратиграфии девонских отложений Алтае-Саянской горной области. — Тр. Всес. н-и. геол. ин-та, 1962, нов. сер., т. 70, с. 23—59. — *Захароеа Т. В.* О систематическом положении вида «*Psilophyton*» *goldschmidtii* из нижнего девона Евразии. — Палеонтол. журн., 1981, № 3, с. 111—118. — *Криштофович А. Н.* Девонская флора Минусинской котловины. — В кн.: Полевой атлас фауны и флоры девонских отложений Минусинской котловины. М.: Госгеолтехиздат, 1955, с. 47—55. — *Решения* Всесоюзного совещания по разработке унифицированных стратиграфических схем докембрия, палеозоя и четвертичной системы Средней Сибири, ч. II (средний и верхний палеозой), 1979. / Под ред. В. И. Краснова. Новосибирск, 1982. 130 с. — *Юрина А. Л.* Девонская флора Центрального Казахстана. М.: Изд-во МГУ, 1969. 143 с.—*Ananiev A. R.* Recent studies on the Devonian floras of Siberia.— Tenth Int. Bot. Congr. Abstracts. Edinburgh, 1964, p. 17—18. — *Andrews H. N.* Studies in Paleobotany. New York; London; Sidney: John Wiley et Sons, 1966. 252 p. — *Banks H. P.* Reclassification of *Psilophyta*. — Taxon, 1975, vol. 24, N 4, p. 401—403. — *Banks H. P.* Floral assemblage zones in the Siluro-Devonian. Biostratigraphy of fossil plants: successional and palaeoecological analysis. / Eds. by D. Dilcher and T. Taylor. Dowden: Hutchinson and Ross, Pensilvania, 1979, p. 5—29. — *Chaloner W. G.* The rise of the first land plants. — Biol. Rev., 1970, vol. 45, N 3, p. 353—377. — *Chaloner W. G., Scheerin A.* Devonian macrofloras. — Palaeontol., 1979, N 23, p. 145—161. — *Gensel P. G.* A new Lower Devonian plant and the early evolution of leaves. — Nature, 1984, vol. 309, N 5971, p. 786—787. — *Grierson J. D., Banks H. P.* Lycopods of the Devonian of New York State. — Palaeontol. Amer., 1963, vol. 4, N 31, p. 220—282. — *Hirmer M.* Handbuch der Paläobotanik. I. Thallophyta—Bryophyta—Pteridophyta. Oldenbourg; Munich; Berlin, 1927. 707 S. — *Höeg O. A.* The Dawntonian and Devonian flora of Spitsbergen. — Norgens Svalbard Ishavs Unders. Skrifter, 1942, vol. 83. 228 p. — *Hueber F. M. Sawdonia ornata*: a new name for *Psilophyton princeps* var. *ornatum*.— Taxon, 1971, vol. 20, N 4, p. 641—642. — *Hueber F. M.* Rebuchia ovata, its vegetative morphology and classification with Zosterophyllophytina. — Rev. Palaeobot. Palynol., 1972, N 14, p. 113—127. — *Kräusel R.* Versunkene Floren. Frankfurt am Maine, 1950. 155 s. — *Kräusel R., Weyland H.*

Beitrage zur Kenntnis der Devonflora. II. — Abhandl. Senckenberg. Naturforsch. Ges., 1926, N 40, S. 115—155. — *Leclercq S.* Are the psilophytales a starting or a resulting point? — Svensks Bot. Tidskr., 1954, N 48, p. 301—315. — *Leclercq S.* Strobilar complexity in Devonian sphenopsids. — In: Recent advances in botany. Toronto, Canada: Univ. Toronto Press, 1961, p. 968—971. — *Leclercq S.* Classe des *Cladoxylopsida* Pechi—Sermoli, 1959. — In: Traté de Paleobotanique. Filicophyta. T. III. / Ed. de E. Boureau. Paris : Masson, 1970, p. 119—177. — *Leclercq S., Andrews H. Calamophyton bicephalum*, a new species from the Middle Devonian of Belgium. — An. Mem. Bot. Gard., 1960, N 47, p. 1—23. — *Leclercq S., Banks H. P. Pseudosporochnus nodosus* nov. sp., a Middle Devonian plant with cladoxylalean affinities. — Palaeontographica, 1962, N 110B, p. 1—34.—*Leclercq S., Bonamo P. M.* A study of the fructification of *Milleria* (*Protopteridium*) *thomsonii* Lang from the Middle Devonian of Belgium. — Palaeontographica, 1971, N 136B, p. 83—114. — *Leclercq S., Schweitzer H. J. Calamophyton* is not a sphenopsid. — Bul. Acad. Roy. Belg. Cl. Sci., 1965, ser. 5, N 51, p. 1395—1403. — *Mägdefrau K.* Paläobotanik. Berlin; Göttingen; Heiderberg, 1959. 150 S. — *Novojilov N. I.* Merostomates du Devonian inferieur et Moyen de Siberic. — An. Soc. Geol. du Nord, 1959, t. 78, p. 243—258. — *Scheckler S. E.* Systematic characters of Devonian ferns. — An. Mo. Bot. Gard., 1974, N 61, p. 462—473. — *Scheckler S. E., Rhymokalon*, a new plant with cladoxylalean anatomy from the Upper Devonian of New York State. — Canad. J. Bot., 1975, N 53, p. 25—38. — *Schweitzer H. J.* Die Mitteldevon-Flora von Lindlar (Rheinland). 3. *Filicinae — Hyenia elegans* Kräusel und Weyland. — Palaeontographica, 1972, N 137B, S. 154—175. — *Schweitzer H. J.* Die Mitteldevon-Flora von Lindlar (Rheinland). 4. *Filicinae — Calamophyton primaevum* Kräusel und Weyland. — Palaeontographica, 1973, N 140B, S. 117—150. — *Schweitzer H. J., Giessen P.* Über *Taeniophyton inopinatum, Protolycopodites devonicus* und *Cladoxylon scoparium* aus dem Mitteldevon von Wuppertal. — Palaeontographica, 1980, N 173B, S. 1—25. — *Skog J. E., Banks H. P., Ibyka amphicoma*, gen. et sp. n., a new protoarticulate precursor from the Late Middle Devonian of New York State. — Amer. J. Bot., 1973 vol. 60, N 4, p. 366—380. — *Zdebska D. Sawdonia ornata* (=*Psilophyton princeps* var. *ornatum*) from Poland. — Acta Palaeobot., 1972, vol. 13 N 2, p. 77—98. — *Zimmermann W.* Die Phylogenie der Pflanzen. Stutgart: Gustav Fisher, 1959. 501 S.

Томский государственный университет. Получено 16 III 1984.

УДК 581.332 : 582 Бот. журн., т. 71, № 5

Д. Б. Архангельский, Ю. П. Кожевников

МОРФОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЫ РОДА *DRYAS* (*ROSACEAE*) И НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ЕГО СИСТЕМАТИКИ

D. B. ARKHANGELSKY, YU. P. KOZHEVNIKOV. POLLEN MORPHOLOGY OF THE GENUS *DRYAS* (*ROSACEAE*) AND SOME PROBLEMS OF ITS SYSTEMATICS

Охарактеризована пыльца рода *Dryas* по результатам изучения 9 его видов на сканирующем микроскопе. Филогенетические отношения дриад, устанавливаемые по пыльце, лишь частично согласуются с результатами макроморфологического анализа растений. Исходным видом рода был *Dryas punctata*, который в настоящее время в значительной степени ассимилирован производным от него видом *D. octopetala*.

Систематическое изучение пыльцы видов рода *Dryas* L. до сих пор не было проведено, имеются лишь краткие сведения и иллюстрации по *D. punctata* Juz. и *D. octopetala* L. (Erdtman, 1943; Erdtman e. a., 1961; Заклинская, 1953; Соколовская, 1958; Reitsma, 1966; Сурова, 1975; Куприянова, Алешина, 1978; Eide, 1981). Виды рода *Dryas*, как известно, имеют важное значение в палеогеографии, являясь индикаторными видами палеофлор, которые так и называются «дриадовыми флорами». Они идентифицируются по макроостаткам растений, чаще всего — по листьям. Пыльца дриады обнаруживается в отложениях довольно редко. Возможно, что она плохо сохраняется, так как и в современных поверхностных пробах, взятых в районах, где дриада является обычным растением, ее пыльца представлена единичными зернами (см., например, Pennington, 1980). В. В. Украинцева (1979) обнаружила пыльцу рода *Dryas* в желудке шандринского мамонта, определив ее как *D. punctata*. Пыльца этого вида отличается от пыльцы *D. octopetala* по размерам, однако пока неясно, насколько размеры зерен постоянны. У диморфных растений

размеры пыльцевых зерен иногда скоррелированы с определенным признаком и образуют две группы, как, например, у *Primula vulgaris* Huds. (Уильямс, 1968). *D. punctata* не является самостоятельным видом [1] и отличается от *D. octopetala* только наличием железок на листьях; можно предположить, что размеры пыльцы скоррелированы с наличием железок. Кроме того, совершенно не изучена внутри- и межпопуляционная изменчивость пыльцы дриад, которая может оказаться значительной, если связана каким-либо образом с изменчивостью облика этих растений.

Изучение изменчивости видов рода *Dryas* показало, что целый ряд до сих пор признаваемых видов (*D. punctata*, *D. caucasica* Juz., *D. kamtschatica* Juz. и др.) являются внутривидовыми категориями. Ранее к такому же выводу пришли многие исследователи, изучавшие дриады в природе и в гербариях (Hultén, 1959; Gjaraevoll, 1964; Elkington, 1965, и др.). Представилось целесообразным выяснить, насколько существенны различия таксонов по пыльце и как они согласуются с результатами морфологического анализа дриад по другим признакам. В статье приводятся данные световой и электронно-сканирующей микроскопии (табл. I, II).

Все изученные дриады имеют один трехбороздный тип пыльцы в отличие от ранних указаний на присутствие в них ор и пор (Erdtman e. a., 1961; Reitsma, 1966; Куприянова, Алешина, 1978). Пыльцевые зерна трехбороздные, сфероидальные или широкоэллипсоидальные, в очертании с полюса округло-треугольные, с экватора — округлые или удлиненно-эллиптические, (22.3) 28.0—33.6×22.4—25.2 (33.6) мкм. Экзина имеет толщину (0.2—0.9) 1.2—2.4 (2.8) мкм, столбики цилиндрические, редкостоящие, часто слабозаметные, скрытые над покровом. Борозды узкие, в экваториальной области часто почти смыкающиеся краями. Мембраны борозд зернистые; апокольпиум 5.6—8.4 (11.2), мезокольпиум 20.0—22.4 мкм. Скульптура струйчатая, редко сглаженно-струйчатая и тогда сильно перфорированная.

В результате сравнительного анализа рода *Dryas* и ближайших к нему родов *Cowania* D. Don и *Fallugia* Endl. выяснилось, что последний монотипный род является исходным, а роды *Dryas* и *Cowania* представляют собой параллельные гомологичные ряды (Кожевников, 1981). Палинологические данные по видам этих родов имеются в работах Л. А. Куприяновой (1940) и P. Martin и C. Drew (1970). О наличии гомологических рядов свидетельствуют два типа одних и тех же железок, являющихся диагностическими признаками внутри каждого рода. Следовательно, исходный вид рода *Dryas*, давший начало другим видам этого рода, имел эти же два типа железок. Кроме того, у исходного вида рода *Dryas* были, по нашему мнению, и перистые волоски на нижней стороне листа, о чем свидетельствуют результаты изучения филогении и распространения таксонов, обладающих этими волосками, по всей Голарктике (Кожевников, 1981). Сочетание железок и волосков наблюдается у *D. kamtschatica* (Юзепчук, 1941). Изучение типового и аутентичного материалов с Камчатки убедило нас, что изменчивость растений, называемых *D. kamtschatica*, находится в рамках изменчивости *D. octopetala* subsp. *punctata* (Juz.) Hult. С. В. Юзепчук, по-видимому, понимал условность выделения *D. kamtschatica*, так как даже не поместил его в ключ для определения видов во «Флоре СССР». В «Определителе сосудистых растений Камчатской области» (1981) *D. kamtschatica* отличают по листьям, длина которых в 1.5—3 раза больше ширины, тогда как у *D. punctata* их длина в (2) 2.5—4.5 раза больше ширины.

Пыльца растения, собранного П. Т. Новограбленовым на Камчатке и определенного С. В. Юзепчуком как *D. kamtschatica*, имеет некоторые отличия от пыльцы *D. punctata*. Ее ультраскульптура плотноструйчатая, извилистая; местами струи слившиеся, узкие или слегка расширенные, часто двураздельные, параллельные (см. табл. I, *4*; II, *4*). Пыльца *D. octopetala* subsp. *punctata* у растения, собранного Ю. П. Кожевниковым на Таймыре в 1980 г., имеет разреженно-струйчатую ультраскульптуру; струи слегка извилистые, углуб-

---

[1] Мы разделяем раннюю точку зрения (Hultén, 1946) о подвидовом статусе *D. punctata*, хотя в специальной работе этот автор (Hultén, 1959) признал данный таксон только разновидностью.

ления между струями более рельефные (см. табл. I, *3*; II, *3*). По всей вероятности, эти отличия характеризуют внутривидовую изменчивость пыльцы, но для более конкретного вывода необходимы дальнейшие исследования.

Весьма характерно, что *D. integrifolia* Vahl (=*D. chamissonis* Spreng. ex Juz.) оказался по пыльце ближе всего к «*D. kamtschatica*» (табл. I, *5*; II, *5*), от которого он существенно отличается вегетативной сферой. *D. integrifolia* произошел от одной из форм *D. octopetala*, не имеющей на нижней стороне листа перистых волосков (Кожевников, 1981). Пыльца *D. octopetala* из Швеции (откуда вид описан) имеет длинноструйчатую ультраскульптуру; струи более или менее широкие, слегка извилистые, их разделяют редкие перфорации (табл. I, *1*; II, *1*). Отличия этой пыльцы от выше охарактеризованной, по-видимому, представляют собой внутривидовую изменчивость, что согласуется с данными по изучению вегетативной сферы. Пыльца таймырского растения занимает как бы промежуточное положение между пыльцой камчатского растения и растения из Швеции.

D. octopetala s. str. является производным от *D. octopetala* subsp. *punctata*=*D. kamtschatica* Juz., бывшей в период становления рода единственным, а потому самостоятельным видом. Однако по правилам «Кодекса» сохраняется эпитет *octopetala* как ранее приведенный, а исходная форма принимает статус подвида. В настоящее время *D. octopetala* проявляет значительную экологическую пластичность и имеет огромный ареал. Исходный вид рода *Dryas* — *D. punctata* (=*D. kamtschatica*) — в современный период существенно ассимилирован его производным видом *D. octopetala.* Об этом можно судить потому, что в большинстве многочисленных изолированных реликтовых популяций в таежной зоне Европы преобладает *D. octopetala* s. str., хотя встречается и subsp. *punctata* — исходная раса рода. В северных районах ареала рода *Dryas* — в Азии — преобладает subsp. *punctata.* Очевидно, последний более вынослив, чем типовая раса. Во многих популяциях Чукотки обе расы встречаются совместно (Кожевников, 1979).

D. caucasica имеет изолированное распространение на Кавказе. Изоляция произошла в среднем плейстоцене в связи с окончанием максимального оледенения. Среди кавказских растений рода *Dryas* имеются такие, которые не отличаются от типичного *D. octopetala*, произрастающего в горах Западной Европы, и такие, которые отличаются по одному признаку — 3—4 (6) листьев на цветоносе. Такие растения были оценены E. Hultén (1959) в качестве подвида *D. octopetala.* Пыльца *D. octopetala* subsp. *caucasica* (Juz.) Hult. имеет расплывчато-струйчатую ультраскульптуру: струи укороченные, анастомозирующие, широкие, приподнятые, перфорации редкие, округлые (табл. I, *2*; II, *2*). По мнению Д. Б. Архангельского (палинолога), отличие пыльцы *D. caucasica* от пыльцы *D. octopetala* соответствуют видовому рангу. Кожевников (систематик) поддерживает мнение Hultén, но в отличие от последнего считает, что на Кавказе встречаются представители и типовой формы, тогда как растения, неотличимые от subsp. *caucasica*, изредка обнаруживаются в Альпах (herb. vidi). Ввиду неизученности внутривидовой изменчивости пыльцы рода *Dryas* довольно трудно судить о том, насколько пыльца одного вида этого рода отличается от пыльцы другого, особенно очень близкого первому. Обособление популяции *Dryas* на Кавказе обусловило в результате дрейфа генов увеличение частоты одной из генетических линий. Можно предположить, что при этом произошла и некоторая дивергенция кавказской популяции, которая отразилась больше на характере пыльцы, чем на признаках вегетативной сферы. Размеры пыльцы у видов рода *Dryas*, возможно, положительно коррелируют с размерами растений. *D. caucasica* представляет собой сравнительно крупное растение, и пыльца у него также крупная. Другой подобный пример — *D. grandis* Juz., распространенный преимущественно в бореальной зоне Восточной Сибири, который имеет среди дриад самые крупные листья. Пыльца *D. grandis* обладает плотной узкоструйчатой ультраскульптурой: струи почти параллельные, длинные, слабоприподнятые, перфорации отсутствуют (табл. I, *6*; II, *6*). Следует отметить, что этот бесспорный вид имеет и четко отличающуюся пыльцу.

D. grandis обособился от *D. octopetala* скорее всего в плиоцене и в конце этого периода или даже в начале плейстоцена проник через Берингию в Север-

ную Америку, где трансформировался в особый вид *D. drummondii* Richards. (Кожевников, 1981). В настоящее время *D. drummondii* населяет преимущественно высокогорья северных Кордильер и п-ов Лабрадор, а в Арктику едва заходит. Пыльца *D. drummondii* имеет очень плотную узкоструйчатую ультраскульптуру: струи слабоприподнятые, частично разделенные мелкими округлыми перфорациями, укороченные, реже — удлиненные (табл. I, *8*; II, *8*).

D. drummondii отличается от *D. grandis* целым рядом макроморфологических признаков, различия эти видны и по пыльце. Кроме того, оба вида населяют разные континенты и в течение многих тысячелетий лишены возможности скрещиваться. Однако их генетическая связь совершенно очевидна, и Юзепчук (1929) более полувека назад выделил эти виды в особую секцию *Nothodryas*. Позднее М. Г. Попов (1957) низвел секцию *Nothodryas* до ряда, что, на наш взгляд, правильнее, так как в целом род очень компактен.

В результате скрещивания *D. grandis* с *D. octopetala* subsp. *punctata* в бассейне р. Алдан возник гибридогенный вид *D. viscosa* Juz., который Hultén (1959) назвал «неясным». Вероятно, это произошло в позднем плейстоцене или даже в голоцене, и вид не успел еще обрести собственные признаки, а имеет комбинацию признаков исходных видов. По морфологическим признакам *D. viscosa* занимает промежуточное положение между прародителями, унаследовав от *D. grandis* форму листа, а от *D. octopetala* subsp. *punctata* — два типа железок на листьях. Наряду с самовоспроизводящимися популяциями *D. viscosa* существуют, по-видимому, и современные гибриды *D. grandis*×*D. punctata*, поскольку в отдельных случаях все они растут совместно. Морфологически «свежие» гибриды не отличаются от растений *D. viscosa*, и при экологической сегрегации они, вероятно, способны существовать самостоятельно. Пыльцевые зерна *D. viscosa* очень похожи на зерна *D. octopetala* subsp. *punctata* (табл. I, *7*; II, *7*), но их можно принять и за промежуточные между прародительскими видами.

Наиболее любопытна пыльца *D. tschonoskii* Juz., имеющая скрытоплотноструйчатую ультраскульптуру: поверхность пыльцевого зерна почти гладкая, мелкотрещиноватая, сильно перфорированная, перфорации частые, округлые или удлиненные (табл. II, *9*). Как показывает сравнительный анализ, пыльца *D. tschonoskii* четко отличается от пыльцы других видов рода. Ближе всего она, по-видимому, к пыльце *D. drumondii*, но сами растения этих видов имеют значительные различия. *D. tschonoskii* представляет собой производный вид от *D. octopetala*, обособившийся после максимального оледенения в горах юга Дальнего Востока и Японии. Макроморфологическим отличием *D. tschonoskii* от всех других видов рода является почти округлая форма листа (индекс 1.1) с малым числом зубцов по краю. Прочие отличительные признаки, указываемые для этого вида (широкие чашелистики, наличие на них перистых волосков, двойные зубцы по краю листа и т. п.), оказались невыдержанными, поскольку обнаруживаются и у других видов. Не случайно японские ботаники не признавали и до сих пор не признают самостоятельности *D. tschonoskii*, оценивая его только как разновидность *D. octopetala* L. var. *asiatica* Nakai, а Hultén (1959) признавал его в качестве подвида.

Мы приняли *D. tschonoskii* в ранге вида, опираясь при этом на весьма постоянную форму листьев, которая сохраняется у растений любой степени развитости, но мы учитывали и ее слабую обособленность. Необходимо, однако, отметить, что материал, которым мы располагали, был невелик, а изменчивость в японских популяциях этого вида нам неизвестна. По некоторым косвенным данным в Японии могут быть растения, вполне отвечающие признакам *D. octopetala* s. str. Если это подтвердится, то целесообразно считать *D. tschonoskii* подвидом *D. octopetala*, а не видом. Тем не менее своеобразие пыльцы *D. tschonoskii* является хорошим доводом против включения этого вида в *D. octopetala*. По-видимому, в данном случае произошла еще более резкая, чем в случае с *D. octopetala* subsp. *caucasica*, дифференциация пыльцы, в то время как другие органы растения не изменились или изменились мало.

В заключение следует сказать, что выводы, полученные при изучении пыльцы рода *Dryas*, не всегда согласуются с выводами, основанными на изучении макроморфологии растений. Это объясняется, вероятно, гетеробатмией,

т. е. относительно независимой эволюцией морфологических структур вегетативной и генеративной сфер растений.

Микрофотографии изученных видов сделаны с негативов, выполненных Н. В. Ченцовой, сотрудником кабинета электронно-сканирующей микроскопии при Лаборатории палеоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, которой авторы выражают благодарность.

ЛИТЕРАТУРА

Заклинская Е. Д. Описание пыльцы и спор некоторых видов растений полярной тундры. — Тр. Ин-та геол. наук АН СССР, 1953, вып. 142, с. 3—59. — *Кожевников Ю. П.* Исследование рода *Dryas* L. (*Rosaceae*) на чукотском материале. — Бот. журн., 1979, т. 64, № 4, с. 479—487. — *Кожевников Ю. П.* Эколого-флористические исследования на р. р. Индигирке, Колыме и на северо-западе плато Путорана. Деп. в ВИНИТИ, № 5275-81 Деп. 17 XI 1981. 238 с. — *Куприянова Л. А.* О пыльце некоторых розоцветных (*Rosaceae*). — Сов. бот., 1940, № 3, с. 87—94. — *Куприянова Л. А.*, *Алешина Л. А.* Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. Л.: Наука, 1978. 173 с. — *Определитель* сосудистых растений Камчатской области / Под ред. С. С. Харкевича и С. К. Черепанова. М.: Наука, 1981. 411 с. — *Попов М. Г.* Флора Средней Сибири. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957, с. 303—305. — *Соколовская А. П.* Пыльца растений Арктики. — В кн.: Растительность крайнего севера СССР и ее освоение. Т. 3. Л.: Наука, 1958, с. 245—292. — *Сурова Т. Г.* Электронномикроскопические исследования пыльцы и спор растений. М.: Наука, 1975. 86 с. — *Уильямс У.* Генетические основы и селекция растений. М.: Сельхозгиз, 1968. 448 с. — *Украинцева В. В.* Растительность теплых эпох позднего плейстоцена и вымирание некоторых крупных растительноядных млекопитающих. — Бот. журн., 1979, т. 64, № 3, с. 318—330. — *Юзепчук С. В.* К систематике рода *Dryas* L. — Изв. Гл. бот. сада СССР, 1929, т. 28, № 3—4, с. 306—327. — *Юзепчук С. В.* Род Дриада — *Dryas* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 10. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941, с. 264—276. — *Eide F.* Key for Northwest European *Rosaceae* pollen. — Grana, 1981, vol. 20, N 2, p. 101—118. — *Elkington T. T.* Studies on the variation of the genus *Dryas* in Greenland. — Medd. o. Gronland., 1965, N178, p. 1—49. — *Erdtman G.* An introduction to pollen analysis. N. Y., 1943. 293 p.— *Erdtman G.*, *Berglund P.*, *Praglowski J.* An introduction to a Scandinavian pollen flora. — Grana, 1961, vol. 2, N 3, p. 3—92. — *Gjaraevoll O.* Botanical investigation in Central Alaska, especially in White Mts. P. Trondheim, Part 2. — Kong. Norsk. Vidensk. Selsk. Skr., 1964, N 4, p. 1—115. — *Hultén E.* Flora of Alaska and Yukon. — Lunds. Univ. Årsskr., N. F., Avd. 2, 1946, Bd 42, N 1, p. 1043—1050. — *Hultén E.* Studies in the genus *Dryas*. — Svensk Bot. Tidskr., 1959, vol. 53, N 4, p. 507—542. — *Martin P. S.*, *Drew C. M.* Additional scanning electron photomicrographs of Southwestern pollen grains. — J. Arizona Acad. Sci., 1970, vol. 6, N 2, p. 140—161. — *Pennington W.* Modern pollen samples from West Greenland and the interpretation of pollen data from the British late-glacial (late Devensian). — New Phytol., 1980, vol. 84, N 1, p. 171—201. — *Reitsma Tj.* Pollen morphology of some European *Rosaceae*. — Acta Bot. Neerl., 1966, vol. 15, N 2, p. 290—307.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 25 V 1982.

УДК 582.89 (575.4)

Бот. журн., т. 71, № 5

А. М. Гельдиханов

БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ *APIACEAE* ИЗ КОПЕТДАГА

A. M. GELDIKHANOV. BOTANICO-GEOGRAPHICAL ANALYSIS OF *APIACEAE* FROM KOPETDAG MOUNTAIN

Флора и растительность Туркмении весьма богата и разнообразна, но в основном она сосредоточена на относительно небольшой территории горных хребтов юга республики. Так, из 127 видов (из 49 родов) зонтичных в Копетдаге встречаются 84 вида, в Кугитанге — 48, в предгорьях Паропамиза (Бенди-Туркестана) — Бадхызе — 36 видов, в то время как на равнинной части республики зарегистрированы всего 20 видов.

Поскольку наибольшее число видов зонтичных сосредоточено в Копетдаге, для анализа мы выбрали этот самый богатый и разнообразный во флористическом отношении район Туркмении.

Копетдаг — это северная часть Копетдаг-Хорасанских гор, весьма сложно расчлененная на отдельные хребты и массивы.

Растительный мир Копетдага хорошо изучен, ему посвящено много работ (Коржинский, 1896; Липский, 1915; Черняковская, 1924—1925, 1927; Коровин, 1927; Федченко, 1929; Линчевский, 1935; Никитин, 1940, 1957, 1965; Микешин, 1946а, б; Никитина, 1949, 1954; Тарасов, 1954; Пятаева, 1956; Проскурякова, 1966; Камелин, 1970, 1973; Гудкова и др., 1982, и др.)

Структура высотной поясности Копетдага довольно проста. Предгорные равнины здесь пустынны, низкогорья в основном заняты полусаванновой растительностью, весьма опустыненной и сильно нарушенной в результате многовековой деятельности человека. Шибляк, ранее сочетавшийся с полусаваннами, ныне значительно сведен. Выше из-за небольшой высоты и сухости настоящего лесного пояса нет, также отсутствует и настоящий субальпийский пояс. Почти все среднегорья Копетдага вплоть до вершин представляют сложный комплекс арчевников, трагакантников и степей.

Таким образом, в Копетдаге можно различить два пояса: полусаванн и шибляка на высоте от 400 до 1500 м над ур. м. и арчевников, трагакантников и степей от 1600 до 2800 м над ур. м., а между этими двумя поясами развита полоса с повышенной ролью мезоксерофильных листопадных деревьев и кустарников (Камелин, 1970).

Сем. *Apiaceae* — одно из крупных во флоре Туркмении, виды его играют немаловажную роль в сложении растительного покрова. Анализ этого семейства может помочь при более точном отграничении естественных флор различного ранга и пояснить структуру флоры того или иного региона, а также послужить материалом для выяснения сложных вопросов истории растительного покрова этого региона.

Для нижнего пояса всей системы Копетдага (включая Большой Балхан, Малый Балхан и Кюрендаг) характерно преобладание в растительном покрове осоково-мятликово-полынных сообществ в комплексе с полынно-солянковыми сообществами и сообществами растительности гипсоносных пестроцветов. Из зонтичных здесь встречаются 59 видов, из которых в нижней части этого пояса — полусаванне — распространены *Aphanopleura leptoclada*, *Bunium kopetdagense*, *Eryngium billardieri*, *Elaeosticta platyphylla*, *E. allioides*, *Galagania platypoda*, *Cuminum setifolium* и др. (см. таблицу).

В верхней части этого пояса, где увеличена роль ксерофильных деревьев и кустарников — в полосе развития шибляка (*Paliurus spina-christi* Mill., *Zygophyllum atriplecoides* Fisch. et Mey., *Amygdalus scoparia* Spach, *A. turcomanica* Lincz., *Rubia florida* Boiss., реже — *Pistacia vera* L., *Ficus carica* L. и др.), значительная часть видов, характерных и для нижней части пояса: *Bupleurum exaltatum*, *Eryngium caucasicum*, *E. billardieri*, *Ferula szowitsiana*, *Pimpinella puberula*, *P. peregrina*, *Ferulago subvelutina*, *Tordylium maximum* и др. (см. таблицу). Часто зонтичные здесь составляют основной фон растительности, образуя большетравно-эфемероидные формации. В их сложении участвуют *Ferula diversivittata*, *F. gummosa*, *F. karakalensis*, *F. undulata*, иногда — *F. kopetdagensis*, *Dorema hyrcanum*.

Общий ксерофильный склад флоры горной части Туркмении изменяется, когда в глубоких ущельях развиваются группировки с участием мезофильных видов, образующие сообщества, соответствующие понятию леса. Здесь из зонтичных широко распространены *Anthriscus cerefolium*, *A. sylvestris* subsp. *nemorosa*, *Chaerophyllum bulbosum*, *Ch. khorossanicum*, *Ch. macrospermum*, *Cervaria cervariifolia*, *Conium maculatum*, *Peucedanum paucifolium*, *Physocaulis nodosus*, вместе с гидрофильными *Apium graveolens*, *A. nodiflorum*, *Siella erecta*, *Sium sisaroideum*, сорняком *Daucus carota* и др. Из этих растений только виды родов *Anthriscus* Pers., *Chaerophyllum* L., *Physocaulis* (DC.) Tausch избегают прямого воздействия солнечной радиации и являются тенелюбивыми, а остальные виды растут как под прямой солнечной радиацией, так и в условиях затенения.

Среди деревьев и кустарников в ущельях можно встретить и многие виды из иных сообществ нижних и верхних поясов гор (см. таблицу).

Верхний пояс характеризуется меньшим развитием древесно-кустарниковой растительности. Зонтичных в этом поясе встречается мало, и распределены они неравномерно; так, наибольшее число видов встречается в арчевниках (в основном виды рода *Ferula* L.). Верхнюю же часть пояса составляет ковыльно-

Распределение видов сем. *Apiaceae* по поясам в Копетдаге

Вид	Пояс полусаванн и шибляка	Интерзональная полоса	Пояс арчевников, трагакантников и степей
Eryngium billardieri Delar.	+		
E. bungei Boiss.	+		
E. caucasicum Trautv.	+		
Echinophora sibthorpiana Guss.	+		
Physocaulis nodosus (L.) Koch		+	
Chaerophyllum bulbosum L.		+	
Ch. macrospermum (Willd. ex Spreng.) Fisch. et Mey.		+	
Ch. khorossanicum Czerniak. ex Schischk.		+	
Anthriscus cerefolium (L.) Hoffm.		+	
A. sylvestris subsp. *nemorosa* (Bieb.) K.-Pol.		+	
Scandix stellata Banks et Soland.	+	+	+
S. aucheri Boiss.	+		
S. pecten-veneris L.	+	+	
Torilis arvensis (Huds.) Link subsp. *arvensis*	+	+	
T. arvensis subsp. *turcomanica* Geldykhanov		+	
T. nodosa (L.) Gaertn.	+		
T. stocksiana (Boiss.) Drude	+		
T. leptophylla (L.) Reichenb. fil.	+		
Caucalis platycarpos L.	+		+
Turgenia latifolia L.	+		+
Daucus carota L.	+	+	
Korshinskya kopetdaghensis (Korov.) M. Pimen. et Kljuykov	+		
Aulacospermum vesiculoso-alatum (Rech. fil.) Kljuykov, M. Pimen. et V. Tichomirov			+
Eremodaucus lehmannii Bunge	+		+
Conium maculatum L.		+	
Prangos latiloba Korov.	+		
Bupleurum exaltatum Bieb.	+	+	
B. lancifolium Hornem.	+		
B. rotundifolium L.	+	+	
B. gerardii All.		+	+
Elaeosticta korovinii (Bobr.) Kljuykov, M. Pimen. et V. Tichomirov			+
E. platyphylla (Korov.) Kljuykov, M. Pimen. et V. Tichomirov	+		
E. allioides (Regel et Schmalh.) Kljuykov, M. Pimen. et V. Tichomirov	+		
Hyalolaena transcaspica (Korov.) M. Pimen. et Kljuykov	+		
Galagania platypoda (Aitch. et Hemsl.) M. Vassil. et M. Pimen.	+		
G. margiana M. Pimen. et M. Vassil.	+		
Bunium chaerophylloides (Regel et Schmalh.) Drude	+		
B. persicum (Boiss.) B. Fedtsch.	+		
B. fedtschenkoanum Korov. ex R. Kam.	+		
B. hissaricum Korov.	+		
B. korovinii R. Kam. et Geldykhanov			+
B. longipes Freyn subsp. *longipes*	+		
B. longipes subsp. *minor* (Freyn) Geldykhanov	+		
B. kopetdagense Geldykhanov	+		
B. afghanicum Beauverd	+		
Carum carvi L.			+
Falcaria vulgaris Bernh.	+	+	
Apium graveolens L.		+	
Cuminum setifolium (Boiss.) K.-Pol.	+		
Aphanopleure leptoclada (Aitch. et Hemsl.) Lipsky	+		
Pimpinella anisum L.	+		
P. puberula (DC.) Boiss.	+		
P. peregrina L.	+		
P. turcomanica Schischk.			+
P. litvinovii Schischk.			+
P. bobrovii (Woronow ex Schischk.) E. Axenov et V. Tichomirov	+		+
P. aurea DC.			+
Sium sisaroideum DC.		+	

Продолжение таблицы

Вид	Пояс полусаванн и шибляка	Интерзональная полоса	Пояс арчевников, трагакантников и степей
Siella erecta (Huds.) M. Pimen.		+	
Seseli cuneifolium Bieb.	+		
Foeniculum vulgare Mill.	+		
Cervaria cervariifolia (C. A. Mey.) M. Pimen. subsp. *sintenisii* (H. Wolff) Geldykhanov		+	
Peucedanum paucifolium Ledeb.		+	
Ferulago subvelutina Rech. fil.	+		
Ferula karelinii Bunge	+		
F. karakalensis Korov.	+		
F. szowitsiana DC.	+		
F. undulata M. Pimen. et J. Baranova	+		
F. gummosa Boiss.	+		+
F. diversivittata Regel et Schmalh.	+		
F. ovina (Boiss.) Boiss.	+		+
F. kopetdagensis Korov.	+		
F. oopoda (Boiss. et Buhse) Boiss.	+		
F. turcomanica (Schischk.) M. Pimen.			+
Dorema aitchisonii Korov. ex M. Pimen.	+		
D. hyrcanum K.-Pol.	+		
D. balchanorum M. Pimen.	+		
D. kopetdaghense M. Pimen.	+		
D. badhysi M. Pimen.	+		
Platytaenia dichotoma (Boiss.) Manden.			+
Zosima orientalis Hoffm.	+		+
Tordylium maximum L.	+		

типчаковая растительность. Здесь зонтичных очень мало (*Elaeosticta korovinii*, *Bupleurum rotundifolium*, *Carum carvi*, *Pimpinella aurea*). На каменистых склонах, среди трагакантовой растительности отмечены *Aulacospermum vesiculoso-alatum*, *Bunium korovinii*, *Pimpinella litvinovii*, *Platytaenia dichotoma*. В этом же поясе встречаются виды, характерные для других поясов гор (см. таблицу).

Таким образом, наибольшее число видов встречается в поясе полусаванн и шибляка — 59 видов, в верхнем поясе — 18, а в поясе ксеромезофильных листопадных деревьев и кустарников — 21 вид.

По важнейшим особенностям флористического состава Копетдаг разделяется обычно на четыре естественных флористических района: Восточный, Центральный, Юго-Западный и Северо-Западный (Кюрендагский).

Восточный Копетдаг на территории Туркмении составляет лишь небольшой участок восточной части Копетдаг-Хорасанской системы. Зонтичные здесь представлены 38 видами. В этом районе отсутствуют виды лесные и гидрофильные, а также эндемики (исключая не описанный еще вид рода *Ferula* с гор Гязгядык). Большинство представленных здесь зонтичных широко распространено по всему Копетдагу. По всей территории Восточного Копетдага виды распределены неравномерно. Ареалы таких видов, как *Bupleurum gerardii*, *Physocaulis nodosus* и *Prangos latiloba*, ограничиваются только западной частью Восточного Копетдага (районы Роберговский, Шамли, Арчиньян). Восточной оконечностью этого района являются горы Гязгядык, которые ранее относили к району Бадхыза. По сходству растительного покрова мы включили их в Восточный Копетдаг. Здесь проходит западная граница ареалов некоторых видов, характерных для Бадхыза: *Bunium afghanicum*, *Dorema badhysi*, *Elaeosticta platyphylla*, *Galagania margiana*, а также *Bunium hissaricum*, широко распространенного в Памиро-Алае и Северном Афганистане.

Очень интересна флора Центрального Копетдага, где много общих видов с Западным и Восточным Копетдагом, однако здесь встречается и немало таких, которые отличают этот район от соседних. Так, из 60 центрально-копетдагских видов в Западном Копетдаге не встречаются 18 видов и 6 родов. Наличие во флоре этих родов (*Aphanopleura* Boiss., *Aulacospermum* Ledeb., *Cuminum* L., *Echinophora* L., *Hyalolaena* Bunge, *Platytaenia* Nevski et Vved.), распространен-

ных в нижнем и верхнем поясах гор, показывает прежде всего более ксерофильный характер растительности и более слабую изоляцию района от прилегающих. Так, виды родов *Aphanopleura*, *Cuminum*, *Echinophora* широко распространены в предгорной части и нижнем поясе гор. Виды родов *Aulacospermum* и *Platytaenia* встречаются в верхнем поясе гор, причем они заходят сюда с территории Ирана (Хорасана). Несмотря на относительно слабую изолированность Центрального Копетдага, здесь имеются как узкие эндемики (*Bunium korovinii*, *Ferula undulata*, *Hyalolaena transcaspica*, *Pimpinella litvinovii*), так и эндемики Центрального, Восточного Копетдага и Ирана (уже упомянутые нами виды родов *Aulacospermum*, *Platytaenia*), а также Центрального и Юго-Западного Копетдага (*Pimpinella turcomanica*).

Особенно своеобразна флора Юго-Западного Копетдага, где зонтичные представлены 53 видами, в основном древнесредиземноморскими и восточносредиземноморскими. Узких эндемиков здесь мало: *Torilis arvensis* subsp. *turcomanica*. Эндемики в основном общие с Центральным Копетдагом и частично с восточной частью Кюрендага (Северо-Западного Копетдага). Кроме того, немало видов, ареалы которых оканчиваются в Юго-Западном Копетдаге, например: *Bupleurum lancifolium*, *Dorema hyrcanum*, *Foeniculum vulgare*, *Peucedanum paucifolium*, *Pimpinella peregrina*, *Tordylium maximum*. Много общих видов и с другими районами Копетдага: с Центральным Копетдагом — 42 вида, с Северо-Западным Копетдагом — 25. Несмотря на большое сходство с Центральным Копетдагом, Юго-Западный Копетдаг все же хорошо отличается от него. Например, наличие только здесь видов родов *Foeniculum* Mill., *Peucedanum* L. s. str. и *Tordylium* L., растущих в основном среди мезофильных и ксеромезофильных деревьев и кустарников, показывает довольно хорошую изоляцию этого района. Очень интересное растение — *Sanicula europaea* L. — вероятно, будет найдено в ущельях, приграничных с Ираном, так как этот вид был собран Е. Г. Черняковской на территории Ирана в лесном ущелье горы Таляу, что по соседству с Туркменией.

Наличие вышеуказанных родов, а также отсутствие родов, встречающихся в Центральном Копетдаге, свидетельствуют об изолированности Юго-Западного Копетдага. Подтверждением этому является отсутствие здесь низкогорных видов — *Bunium kopetdagense* и *Ferula szowitsiana*, широко распространенных от Малого Балхана до Бадхыза. Еще В. И. Липский, М. Г. Попов, И. А. Линчевский и другие исследователи на примере деревьев и кустарников показали изолированное положение Юго-Западного Копетдага и отличие от Центрального Копетдага.

На западе Копетдаг оканчивается Кюрендагским районом, включающим Большой и Малый Балхан, Кюрендаг. Зонтичные здесь представлены 38 видами, из них 4 эндемичных. В этом районе они распространены неравномерно: так, в более изолированном районе Большого Балхана — 16 видов. Часть из них имеет разорванные ареалы. Например, *Eryngium billardieri* встречается здесь и в Юго-Западном Копетдаге, а распространенные в Центральном и Восточном Копетдаге *Scandix aucheri* и *Ferula turcomanica* отсутствуют в Юго-Западном Копетдаге, Кюрендаге и Малом Балхане, но встречаются на Большом Балхане. Эндемичных видов здесь 3: наиболее интересными являются *Elaeosticta korovinii* и *Pimpinella bobrovii*, имеющие близкое родство с иранскими *E. elata* (Boiss.) Geldikhanov и *P. dichotoma* (Boiss.) Geldikhanov.

Здесь встречаются в основном виды Древнего Средиземья (*Scandix stellata*, *Turgenia latifolia*, *Apium graveolens*), Восточного Средиземья (*Bupleurum exaltatum*, *Zosima orientalis*), а также иранский (*Scandix aucheri*), ирано-туранский (*Ferula karelinii*), копетдагско-ирано-закавказский (*Ferula szowitsiana*), копетдагско-иранские (*Eryngium billardieri*, *Ferula kopetdagensis*, *F. turcomanica*), копетдагские (*Bunium longipes* subsp. *longipes*, *B. longipes* subsp. *minor*) виды.

Как видно из вышеизложенного, зонтичные Большого Балхана имели непосредственную связь с Ираном и Закавказьем.

В собственно Кюрендаге и Малом Балхане встречаются 29 видов, из них один эндемик (*Bunium fedtschenkoanum*). Остальные 28 видов — общие с другими районами Копетдага. Широко распространенный здесь *Seseli cuneifolium* частично заходит в Юго-Западный Копетдаг (гора Исак). Кроме таких видов,

как *Scandix stellata*, *Turgenia latifolia*, *Apium graveolens*, *Zosima orientalis*, *Ferula karelinii*, *F. szowitsiana*, распространенных на Большом Балхане, здесь еще отмечены следующие виды: древнесредиземноморские (*Torilis nodosa*, *Bupleurum rotundifolium*), европейско-древнесредиземноморский (*Torilis arvensis* subsp. *arvensis*), восточносредиземноморские (*Pimpinella puberula*, *Eryngium caucasicum*), ирано-туранские (*Cuminum setifolium*, *Ferula oopoda*), иранские (*Eremodaucus lehmannii*, *Ferula ovina*), копетдагские (*Korshinskya kopetdaghensis*, *Bunium longipes* subsp. *longipes*, *B. kopetdagense*, *Ferula karakalensis*), копетдагско-иранские (*Eryngium bungei*, *Prangos latiloba*, *Ferula gummosa*), копетдагско-хорасано-североафганский (*Galagania platypoda*), казахстанско-кавказско-западнотуркменский (*Seseli cuneifolium*), западно-копетдагский (*Bunium fedtschenkoanum*), копетдагско-балханский (*Bunium longipes* subsp. *minor*).

Общих видов с Юго-Западным Копетдагом 23, с Центральным Копетдагом — 23, с Восточным Копетдагом — 18. Бóльшая часть видов всего Северо-Западного Копетдага общая с другими районами: с Юго-Западным Копетдагом общих 25 видов, с Центральным — 27 и с Восточным — 19.

Таким образом, все четыре района Копетдага флористически (и по семейству зонтичных) хорошо различаются. Однако граница между этими районами не всегда совпадает с общепринятой.

Проанализируем положение зонтичных Копетдага по отношению к зонтичным соседних территорий. Как уже говорилось, в Копетдаге встречаются 84 вида, из них эндемичных 19 видов и подвидов, что составляет 22.6 %.

Полная сводка по зонтичным Копетдаг-Хорасана, частью которого является Копетдаг, отсутствует, но, по нашим предварительным подсчетам, здесь встречается более 124 видов и подвидов, из них 33 эндемика, причем бóльшая часть их отмечена в Копетдаге, поэтому по эндемизму он сравним с такими крупными горными системами, как Тянь-Шань (72 эндемика из 222 видов, что составляет 32.4 %), Памиро-Алай (60 эндемиков из 192 видов, 31.2 %), Кавказ (65 эндемиков из 308 видов, 21.1 %).

Из 84 видов, встречающихся в Копетдаге, в горной Средней Азии не встречаются 48 видов, что составляет 57.1 % (а из 124 видов, отмеченных в Копетдаг-Хорасанской провинции, в Горно-Среднеазиатской провинции не встречаются 81 вид, т. е. 65.3 %). Это в основном виды древнесредиземноморские — *Bupleurum rotundifolium*, *B. lancifolium*, *Tordylium maximum*; восточносредиземноморские — *Chaerophyllum macrospermum*, *Torilis stocksiana*, *Zosima orientalis*; понтическо-восточносредиземноморские — *Chaerophyllum bulbosum*, *Bupleurum gerardii*; копетдагско-ирано-закавказские — *Pimpinella aurea*, *Peucedanum paucifolium*, *Cervaria cervariifolia*, *Ferula szowitsiana*; ирано-туранский — *Ferula oopoda*.

Некоторые зонтичные Копетдага не встречаются и на более западных территориях, например в Южном Закавказье. Таких видов здесь 45, что составляет 53.5 % (а из 124 копетдаг-хорасанских видов в Закавказье не встречаются 72 вида, т. е. 58 %), это в основном восточносредиземноморский *Pimpinella puberula*; ирано-туранские *Cuminum setifolium*, *Ferula karelinii*, *F. diversivittata*; иранский *Elaeosticta allioides*; ирано-пригималайский *Bunium persicum*; копетдагско-памироалайско-североафганский *Bunium hissaricum*; копетдагско-горносреднеазиатско-североафганский *Bunium chaerophylloides*.

Часть видов не отмечена ни в Горно-среднеазиатской провинции, ни на Кавказе, например: копетдагско-иранские *Eryngium bungei*, *E. billardieri*, *Ferula gummosa*, *F. turcomanica*, *Prangos latiloba*, *Platytaenia dichotoma*; копетдагско-хорасано-североафганский *Galagania platypoda*; южнотуранский *Aphanopleura leptoclada*, а также эндемики: копетдагские — *Bunium kopetdagense*, *B. longipes* (оба подвида), *B. korovinii*, *Dorema hyrcanum*, *Ferula karakalensis*, *F. undulata*, *Hyalolaena transcaspica*, *Korshinskya kopetdaghensis*, *Pimpinella litvinovii*, *P. turcomanica*, *Torilis arvensis* subsp. *turcomanica*; западно-копетдагские — *Bunium fedtschenkoanum*, *Pimpinella bobrovii*; копетдагско-балханские — *Bunium longipes* subsp. *minor*, *Ferula kopetdagensis*; балханские — *Elaeosticta korovinii*, *Dorema balchanorum*; бадхызские — *Elaeosticta platyphylla*, *Galagania margiana*, *Bunium afghanicum*.

Как видно, бóльшая часть видов Копетдага в основном характерна для

восточной части Древнего Средиземья и возможно, что центром происхождения многих его элементов является Иран.

Копетдаг — форпост для многих видов, идущих с востока на запад и с запада на восток. Именно здесь находят свои крайние пределы ареала некоторые средиземноморские, закавказские и горно-среднеазиатские виды. Большинство видов, попадающих в Копетдаг из горной Средней Азии, главным образом встречаются в нижнем поясе гор. Некоторые эндемичные виды, характерные для этого пояса, имеют родство со среднеазиатскими зонтичными, например: *Korshinskya kopetdaghensis* близок к *K. olgae*. Более обособленный *Hyalolaena transcaspica* очень близок к среднеазиатским представителям рода *Hyalolaena*. Западные пределы своего ареала в Копетдаге имеет *Bunium hissaricum*, относящийся к группе среднеазиатских видов рода *Bunium* L. Здесь же находится край ареала обособленного копетдагско-горносреднеазиатско-североафганского *B. chaerophylloides*. В этом же поясе на отвесных скалах встречается интересный копетдагско-хорасанский вид *Ferulago subvelutina*, который относится к секции *Anisotaenia* Boiss, и он представляет здесь восточный край ареала этой секции. Виды рода *Ferulago* Koch больше нигде в Средней Азии не встречаются.

Очень слабо в Копетдаге представлены виды горного степного пояса, которые заходят сюда через иранские нагорья и имеют родственные связи с видами, встречающимися в Палеарктике, Закавказье, восточной части Древнего Средиземья. Например, эндемичные для Копетдага *Pimpinella turcomanica* и *P. litvinovii*, относятся к особой секции *Eutragium* (H. Wolff) Schischk., виды которого не представлены в Средней Азии. Не менее интересен балханский *Elaeosticta korovinii*, который не находит себе аналогов в Средней Азии. Ближайшим родственным видом для него является иранский *E. alata*.

В Копетдаге встречается род *Platytaenia*, виды которого не отмечены на Кавказе и в Турции, т. е. в западной части Восточного Средиземья. Этот ксерофильный род — дериват рода *Heracleum* L., широко распространенного в Европе, Сибири, на Кавказе, в Турции и частично в Иране и Средней Азии, но отсутствующего в Копетдаге (и Хорасане).

Лесные ценозы в Копетдаге, образуются только в глубоких ущельях, здесь распространены некоторые лесные виды зонтичных: виды родов *Chaerophyllum*, *Anthriscus*, *Peucedanum* L., являющихся в основном европейско-древнесредиземноморскими. Здесь они находятся на юго-восточном или восточном пределе своего ареала и не встречаются в Средней Азии. Исключение составляет род *Anthriscus*, виды которого заходят в Среднюю Азию с севера. Так, *A. cerefolium* распространен от Тянь-Шаня до Гиссарского хребта в Памиро-Алае, а *A. sylvestris* subsp. *nemorosa* в распространении ограничивается центральной частью Тянь-Шаня и не идет южнее в Памиро-Алай.

Анализ распределения зонтичных Копетдага по поясам и районам показал, что представители этого семейства в основном сосредоточены в поясе полусаванн и шибляка. Преобладание видов, характерных для этого пояса, свидетельствует о ксерофильном характере растительности Копетдага. Очень мало в Копетдаге степных видов, а встречающиеся в верхнем поясе такие виды большей частью приурочены к арчевникам.

По выделенным районам Копетдага зонтичные распределены неравномерно. Очень богаты и разнообразны они в Центральном и Юго-Западном Копетдаге. Только в этих районах встречаются мезофильные и гидрофильные виды зонтичных. Особое место занимает Юго-Западный Копетдаг, где преобладает мезофильный и мезоксерофильный тип растительности, а также встречающиеся только здесь элементы восточной части Древнего Средиземья (Кавказа, Турции, Ирана), большинство из которых находятся здесь на крайних пределах своих ареалов. В Северо-Западном Копетдаге также преобладает этот элемент, но более ксерофильная его форма. Напротив, в Центральном и Восточном Копетдаге преобладают элементы собственно Восточного Средиземья (Средней Азии, Афганистана, Пакистана, частично Ирана).

По видовому эндемизму Копетдаг (22.6 %) чуть уступает таким крупным горным системам, как Тянь-Шань (32.4 %), Памиро-Алай (31.2 %), а в сравнении с Кавказом (21.1 %) даже несколько превышает их. Эндемизм зонтичных по сравнению с общим эндемизмом флоры Копетдага, который составляет всего

18 % (Камелин, 1970), очень высок. Это показывает, что зонтичные играют существенную роль в растительности Копетдага. Эндемичных родов зонтичных в Копетдаге нет, хотя в соседних горных системах родовой эндемизм высок. Так, в горной Средней Азии — 10 эндемичных родов, в Передней Азии — более 15, а на Кавказе 4 рода. Таким образом, видно, что Средняя и Передняя Азия являются вторичными центрами развития зонтичных в Древнем Средиземье. Отсутствие эндемичных родов в Копетдаге, вероятно, связано с возрастом и положением системы Копетдага.

Копетдаг, имея довольно много общих видов с горной Средней Азией и Кавказом, тем не менее отличается от них. Общность копетдагских видов со среднеазиатскими в основном за счет широко распространенных древнесредиземноморских и восточносредиземноморских элементов. Собственно среднеазиатских видов в Копетдаге всего 3, которые сюда попали через северный Афганистан. Но часть эндемичных видов представляют здесь крайние пределы общего ареала среднеазиатских родов. С Закавказьем зонтичные Копетдага связаны больше, чем со Средней Азией, так как все древнесредиземноморские и восточносредиземноморские виды, имеющие здесь крайние пределы ареалов, проходят через горные системы Закавказья. Эти связи увеличиваются за счет расширения ареала иранских видов, которые образуют особый копетдагско-ирано-закавказский тип ареала. Самое большое количество зонтичных в Копетдаге относится к иранскому в широком смысле типу ареала (17 видов), но подавляющая часть из них (10 видов) ограничиваются только территориями Ирана и Копетдага.

ЛИТЕРАТУРА

Гудкова Е. П., *Сейфулин Э. М.*, *Чопанов П. Ч.* Конспект флоры Западного Копетдага. — В кн.: Природа Западного Копетдага. Ашхабад: Ылым, 1982, с. 38—119. — *Камелин Р. В.* Ботанико-географические особенности флоры советского Копетдага. — Бот. журн., 1970, т. 55, № 10, с. 1451—1463. — *Камелин Р. В.* Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л.: Наука, 1973. 355 с. — *Коржинский С. И.* Очерки растительности Туркестана. СПб.: Зап. имп. Акад. наук, 1896, т. 4, № 4. 112 с. — *Коровин Е. П.* Основные черты строения растительного покрова горной и подгорной части Копетдага, преимущественно заключенной между станциями Гяурс—Келята. Ташкент: Изд-во Инст. почвов. и геобот. Среднеаз. гос. ун-та, 1927, вып. 1, с. 71—128. — *Линчевский И. А.* Растительность Западного Копетдага. — В кн.: Растит. ресурсы ТССР. Л.: Изд-во Всес. акад. с.-х. наук им. В. И. Ленина, 1935, вып. 1, с. 15—78. — *Липский В. И.* Ботанические исследования в Закаспийской области. Пг., 1915. 78 с. — *Микешин Г. В.* Полынные пустыни Копетдага — Бюл. МОИП, отд. биол., 1946а, т. 51, вып. 6, с. 59—69. — *Микешин Г. В.* Ковыльно-типчаковые степи Копетдага. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1946б, т. 51, вып. 3, с. 78—88. — *Никитин В. В.* Характеристика наиболее распространенных и перспективных растений пастбищ и сенокосов Копетдага. — Тр. Туркм. СХИ, 1940, вып. 3, с. 97—143. — *Никитин В. В.* Сорная растительность Туркмении. Ашхабад: Изд-во АН ТССР, 1957. 581 с. — *Никитин В. В.* Иллюстрированный определитель растений окрестностей Ашхабада. М.; Л.: Наука, 1965. 458 с. — *Никитина В. Н.* Флора и растительность Восточного Копетдага: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1949. 10 с. — *Никитина В. Н.* Растительность Восточного Копетдага в связи с ее поясностью. — Тр. Ин-та биол. АН ТССР, 1954, т. 1, с. 132—209. — *Проскурякова Г. М.* Флора и растительность хр. Большой Балхан: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М., 1966. 20 с. — *Пятаева А. Ф.* Растительность хребта Кюрендаг. — Тр. САГУ, 1956, вып. 86, с. 9—75. — *Тарасов Р. П.* Растительность Малых Балхан. — Тр. Ин-та биол. АН ТССР, 1954, вып. 2, с. 5—44. — *Федченко Б. А.* Растительность Туркмении. — В кн.: Туркмения. Л., 1929, т. 3, с. 103—128. — *Черняковская Е. Г.* Весенняя растительность Каракалинского района Закаспийской области. — Изв. Гл. бот. сада РСФСР, 1924—1925, т. 23, № 2, с. 163—180; т. 24, № 1, с. 88—126. — *Черняковская Е. Г.* Очерк растительности Копет-Дага. — Изв. Гл. бот. сада СССР, 1927, т. 26, № 3, с. 253—267.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 23.IX 1985.

УДК 576.3.535.24 : 581.335.582.951.4

О. А. Хведынич, Л. С. Сердюк

СОСТОЯНИЕ ХРОМАТИНА В ЯДРАХ КЛЕТОК ЗАРОДЫШЕВОГО МЕШКА ТРИТИКАЛЕ

O. A. KHVEDYNICH, L. S. SERDIUK. CHROMATIN CONDITION IN THE NUCLEI OF TRITICALE EMBRYO SAC CELLS

Исследовали физико-химическое состояние хроматина в ядрах клеток зародышевого мешка тритикале методом люминесцентного микроспектрального анализа. Обнаружено, что нуклеиновые кислоты хроматина и ядрышка ядра яйцеклетки выявляются в основном в составе липопротеидных комплексов, что можно считать показателем преобладания конденсированного хроматина. В полярных ядрах хроматин более диспергирован. В ядрах синергид хроматин диффузный, а в ядрах антипод ДНК частично заблокирована белками и липидами. Уровень метаболической активности ядер различен. Наименее активны полярные ядра и ядра яйцеклеток, наиболее активны ядра антипод.

Зародышевый мешок покрытосеменных растений, формируясь из одной клетки в результате нескольких последовательных делений ее ядра, претерпевает глубокие структурные преобразования, которые приводят к возникновению двух участвующих в оплодотворении и нескольких сопутствующих клеток. Имея один и тот же геном, различные типы клеток зародышевого мешка отличаются друг от друга как морфологически, так и по своему назначению. Дифференциация типов клеток, вероятно, запрограммирована генетически и находит свое выражение в разной структуре их ядер и цитоплазмы. Функциональное состояние ядра и клетки в целом сопряжено со структурным состоянием хроматина.

Настоящая работа посвящена исследованию физико-химического состояния хроматина в ядрах клеток зародышевого мешка тритикале-206 с целью установления его специфичности для ядер различных клеток. Помимо этого, представляет интерес сравнение структуры хроматина ядер зародышевого мешка тритикале со структурой ядер одноименных клеток зародышевого мешка табака, исследование которого проведено ранее (Хведынич и др., 1981).

Материал и методика

Завязи со зрелыми зародышевыми мешками тритикале-206 фиксировали в смеси Карнуа. Дальнейшую обработку препаратов проводили по общепринятой цитологической методике.

Для исследования физико-химического состояния хроматина препараты флюорохромировали в растворе акридинового оранжевого (АО) 1 : 5000 при pH 4.2. Флюорохромирование сочетали с цитохимическими обработками, приводящими к удалению липидов и ацетилированию белков, что позволяло установить степень участия обеих нуклеиновых кислот (НК) в липопротеидных комплексах.

Спектры флюоресценции с хроматина и ядрышка снимали на люминесцентном микроскопе МЛ-2 со спектральной насадкой СПО-1. Комплексы АО с двухспиральными молекулами НК люминесцировали в зеленой области спектра с максимумом 530 нм, АО с односпиральными участками — в красной области спектра с максимумом 600—640 нм. В красной области спектра всегда люминесцирует комплекс РНК—АО. Для удаления свободной и лабильно связанной РНК препараты обрабатывали РНК-азой. Оставшееся свечение в красной области спектра происходило за счет метаболически активной односпиральной ДНК. Негативное изображение спектров фотометрировали на микрофотометре МФ-4 в логарифмической шкале. Кривые спектров люминесценции строили на основе среднего арифметического показаний фотометра. В качестве показателя степени спирализации ДНК использовали параметр α, представляющий собой отношение люминесценции в красной и зеленой областях спектра.

Результаты и обсуждение

Зрелый зародышевый мешок тритикале Polygonum-типа состоит из трех клеток яйцевого аппарата, центральной клетки с двумя полярными ядрами и комплекса антипод (Хвединич, 1983).

Исследование ядер этих клеток методом микроспектрального анализа позволило охарактеризовать физико-химическое состояние их хроматина, т. е. установить соотношение в ядре одно- и двухспиральных молекул ДНК, степень связи НК с белками и липидами, количество (в условных единицах) свободной и связанной РНК, что является показателем метаболической активности ядра.

Анализ кривых спектров люминесценции ядер яйцеклеток выявил, что бóльшая часть ДНК и РНК прочно связана с липидами и белками, не доступна флюорохрому и обнаруживается только после удаления липидов и ацетилирования белков, о чем свидетельствует увеличение интенсивности свечения в обеих областях спектра (рис. 1, *I*, *а*, *в*, *д*; *б*, *г*, *е*). Свободной РНК, удаляемой РНК-азой, в хроматине очень мало: интенсивность свечения в красной области спектра после обработки препаратов РНК-азой снижается незначительно (рис. 1, *I*, *а*, *б*).

В ядрышке свободной РНК больше, чем в хроматине, о чем свидетельствует более сильное уменьшение интенсивности свечения в области 640 нм после обработки препаратов РНК-азой (рис. 2, *I*, *а*, *б*) по сравнению с изменением интенсивности свечения при аналогичной обработке хроматина. Вместе с тем значительная часть РНК ядрышка находится в связанном состоянии, при этом более прочно она связана с белками: увеличивается интенсивность люминесценции после обработки препаратов уксусным ангидридом (рис. 2, *I*, *а*, *д*).

Таким образом, НК хроматина и ядрышка ядра яйцеклетки выявляются в основном в составе липопротеидных комплексов, что можно считать показателем преобладания конденсированного хроматина в ядре и накопления РНК в ядрышке. Конденсация хроматина обеспечивает, вероятно, упаковку ядерного материала, при которой временно активность синтетических процессов, как свидетельствуют полученные данные, значительно снижается. В ядрышке интенсивность синтеза выше, чем в хроматине, что подтверждается наличием в нем большого количества свободной РНК.

Иное состояние хроматина по сравнению с хроматином яйцеклетки обнаруживается при анализе кривых спектров люминесценции полярных ядер. НК в них в основном связаны с липидами: после обработки липидорастворителями возрастает интенсивность свечения в обеих областях спектра (рис. 1, *II*, *а*—*г*). С белками НК практически не связаны: увеличение интенсивности свечения после обработки препаратов уксусным ангидридом не происходит (рис. 1, *II*, *а*, *д*; *б*, *е*). Таким образом, в полярных ядрах в отличие от ядра яйцеклетки хроматин более диспергирован, тем не менее матричная активность его невысокая, поскольку свободной РНК в хроматине мало. Уменьшение свечения препаратов, обработанных РНК-азой, по сравнению с контролем небольшое (рис. 1, *II*, *а*, *б*). В ядрышке матричная активность еще ниже, чем в хроматине (рис. 2, *II*, *а*, *б*), но в отличие от хроматина в ядрышке связанной РНК обнаруживается больше (рис. 2, *II*, *а*, *в*, *д*).

Для ядер синергид, как видно из кривых спектров люминесценции, характерен диффузный хроматин. В хроматине этих ядер НК не имеют прочных связей с белками и липидами: интенсивность свечения при обработке препаратов не увеличивается (рис. 1, *III*, *а*—*е*). Несмотря на диффузную структуру хроматина, метаболическая активность его невелика, о чем можно судить по наличию лишь небольшого количества свободной РНК (рис. 1, *III*, *а*, *б*). Наиболее активно в синергидах ядрышко, в котором происходит интенсивный синтез РНК (рис. 2, *III*, *а*, *б*).

В ядрах антипод в отличие от ядер синергид ДНК частично заблокирована липидами и белками, о чем свидетельствует увеличение интенсивности свечения препаратов после обработки их липидорастворителями и уксусным ангидридом (рис. 1, *IV*, *б*, *г*, *е*). Вместе с тем эти ядра более метаболически активны, чем ядра синергид, поскольку в них свободной РНК больше, чем в хроматине ядер

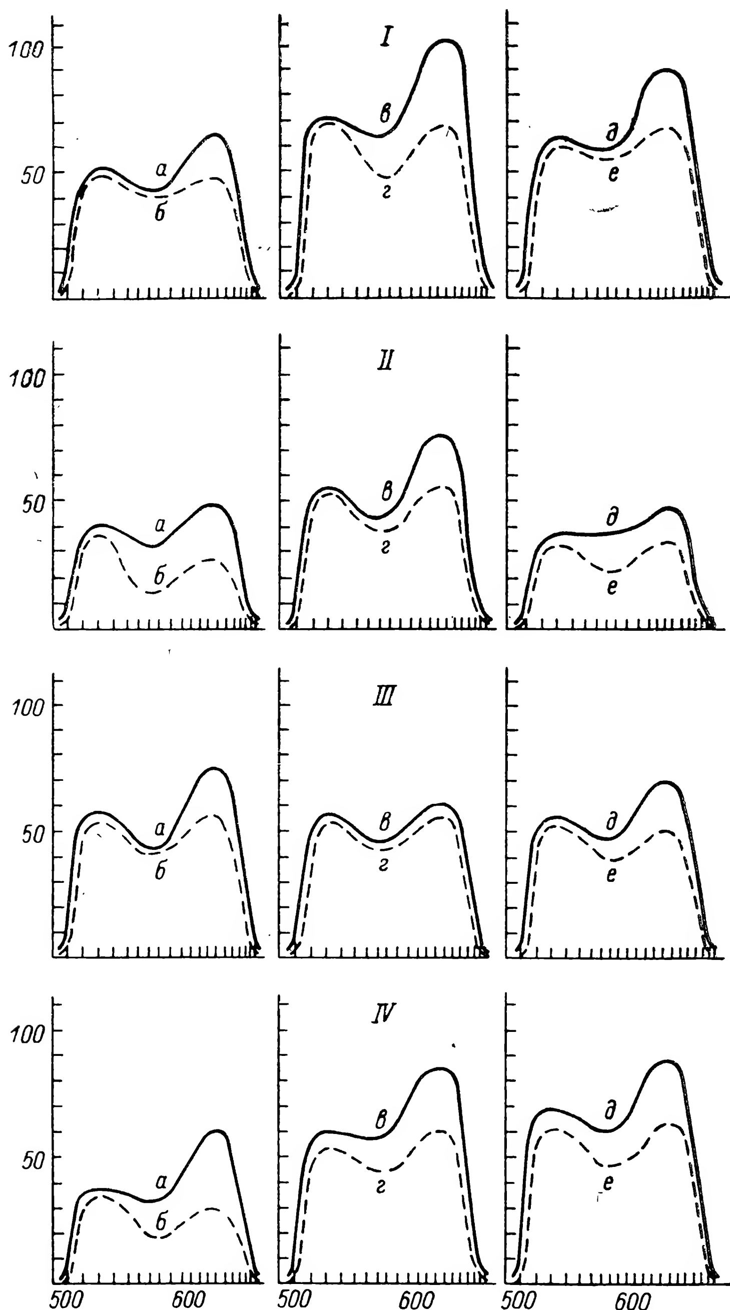


Рис. 1. Спектры флуоресценции хроматина ядер зародышевого мешка тритикале.

Здесь и на рис. 2 спектры: *I* — яйцеклетки, *II* — полярных ядер, *III* — синергид, *IV* — антипод; *а* — контрольный; после обработки препаратов: *б* — РНК-азой, *в* — липидорастворителями, *г* — липидорастворителями и РНК-азой, *д* — уксусным ангидридом, *е* — уксусным ангидридом и РНК-азой. *По оси абсцисс* — длина волны λ, нм; *по оси ординат* — интенсивность свечения *I*, отн. ед.

синергид (рис. 1, *IV*, *а*, *б*). Одновременно с этим выявляется РНК, связанная с белками и липидами (рис. 1, *IV*, *а*, *в*, *д*).

Сравнение уровня синтетической активности ядер зародышевого мешка тритикале по значению параметра α, который определяется содержанием РНК на единицу ДНК в тех случаях, когда клетки не делятся и в них нет синтеза ДНК, показало, что наименьшая активность характерна для ядра яйцеклетки и полярных ядер (α — 1.2), наиболее высокая — для ядер антипод (α — 1.7). Ядрышки ядер этих клеток также различаются по степени синтетической активности.

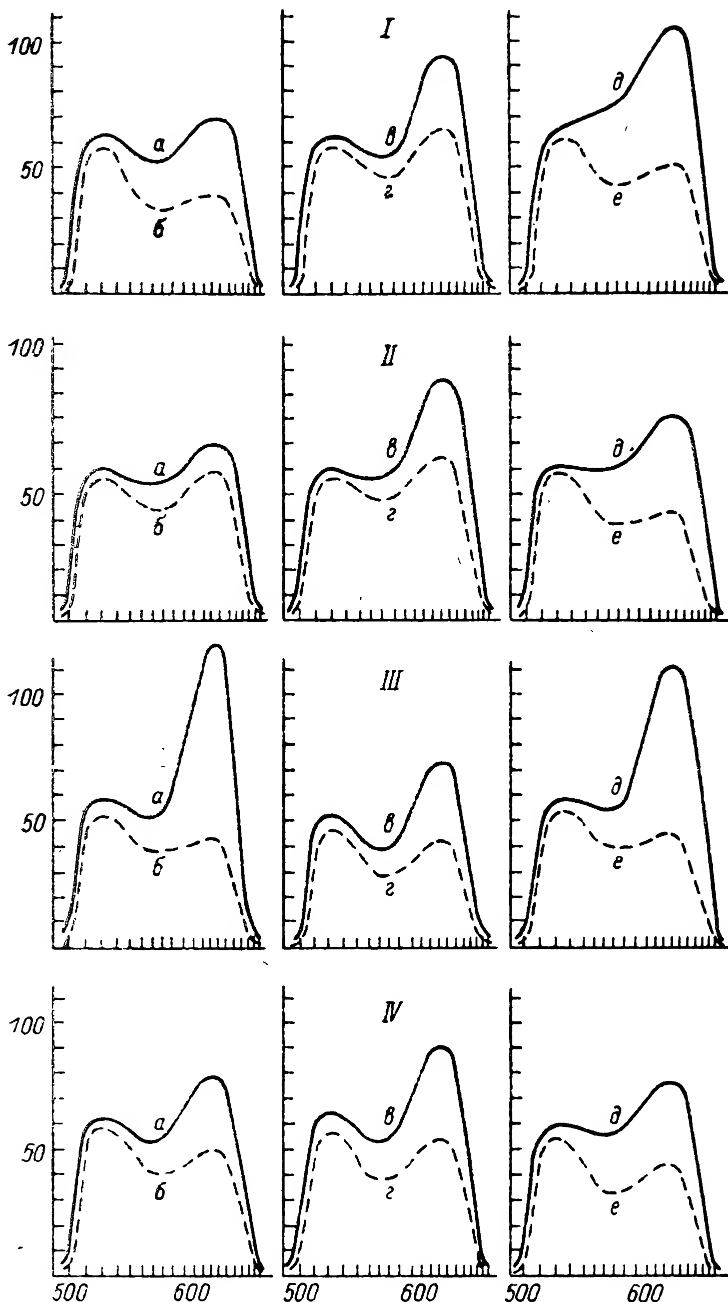


Рис. 2. Спектры флуоресценции ядрышек ядер зародышевого мешка тритикале.

Наименее активны ядрышки полярных ядер и яйцеклетки (α — 1.1), наиболее активны ядрышки синергид (α — 2). Из сказанного следует, что ядра всех клеток зародышевого мешка тритикале различаются по физико-химическому состоянию хроматина и уровню метаболической активности.

Наблюдаемые закономерности структуры хроматина и его матричной активности в ядрах разных типов клеток характерны, вероятно, и для зародышевых мешков других видов, поскольку ранее аналогичные данные были получены при изучении зародышевого мешка табака (Хвединич и др., 1981). Результаты исследований показывают, что ядра клеток, участвующих в оплодотворении, несмотря на разную структуру хроматина, характеризуются низкой синтетической активностью. По-видимому, в клетках, вышедших на какое-то время из клеточного

цикла (например, центральная клетка до оплодотворения), хроматин, даже несмотря на его диффузную структуру, может находиться в неактивном состоянии. Эти данные подтверждаются имеющимися в настоящее время сведениями о том, что в непролиферирующих клетках транскрибируется не весь эухроматин, а только небольшая его часть (Караванов, 1983).

Ядрышки ядер обеих оплодотворяемых клеток, как явствует из значения параметра α, также малоактивны, несмотря на то что они довольно крупные, особенно в полярных ядрах. Как известно (Stockinger, 1953; Brachet, 1955; Caspersson, 1956; Hertl, 1957), ядрышко в ядрах интерфазных клеток является наиболее объективным показателем метаболической активности клетки: чем крупнее ядрышко, тем интенсивнее синтез РНК в нем и синтез белка в клетке. Анализируя полученные нами результаты в свете данных, имеющихся в литературе, можно предположить, что, по-видимому, размеры ядрышек не всегда могут быть прямыми показателями метаболических процессов в клетке. Вероятно, это справедливо только для пролиферирующих клеток. В клетках, вышедших из клеточного цикла, величина ядрышек не всегда отражает уровень функционального состояния их ядер.

Аналогичные факты обнаружены ранее при исследовании неоплодотворенных яиц морского ежа (Зуссман, 1977). Синтез РНК в них не обнаруживался, а синтез белка снижался до минимального уровня.

Помимо низкой метаболической активности, для ядер яйцеклеток характерно наличие связанной с белками РНК. РНК-комплексы ранее были обнаружены в яйцеклетках животных. Образование их представляет особый интерес в связи с тем, что они обусловливают способность различных РНК храниться в течение многих месяцев. Предполагают, что РНК в таких комплексах является информационной и не может покинуть ядра до наступления каких-либо особых событий. В данном случае таким событием может быть оплодотворение. Помимо этого, в ряде работ (Edström, Gale, 1963; Gross e. a., 1965; Davidson e. a., 1966) отмечается несбалансированность в оогенезе животных разных типов РНК, что способствует накоплению рибосом и информационной РНК в ядре яйцеклетки. Исходя из данных литературы и результатов, полученных нами, можно предположить, что в ходе развития зародышевых мешков в яйцеклетках, по-видимому, также накапливается РНК, связанная с белками, функционально неактивная до оплодотворения.

Таким образом, зародышевый мешок покрытосеменных представляет собой сложную систему клеток, различающихся по метаболической активности, что, вероятно, связано с выполняемыми ими функциями. В халазальном и микропилярном концах зародышевого мешка располагаются антиподы и синергиды. Антиподы, как известно, играют существенную роль в питании других клеток зародышевого мешка (Diboll, Larson, 1966). Синергидам, помимо секреторной деятельности, обеспечивающей проникновение пыльцевых трубок, также свойственна трофическая функция (Schulz, Jensen, 1968; D'Alascio, 1972). Наши исследования показали, что ядра этих клеток являются метаболически активными, хотя несколько в разной степени. Состояние клеточных органелл цитоплазмы, по данным электронно-микроскопических исследований ряда растений, также свидетельствует о высокой ее активности в обоих типах клеток. Для центральных клеток характерно, по-видимому, некоторое несоответствие уровней активности ядра и цитоплазмы. Цитоплазме этих клеток, как известно (Jensen, 1965; Diboll, Larson, 1966; Vazart B., Vazart J., 1966; Van Went, 1970; D'Alascio, 1972; Герасимова-Навашина, Гуляев, 1973), свойственна высокая метаболическая активность, в то время как ядра слабоактивны. Можно предположить, что это несоответствие обусловлено тем, что центральная клетка выполняет две функции: участвует в оплодотворении и обеспечивает ранние стадии развития зиготы. Выполнению этих функций способствуют, вероятно, структура хроматина ядра и состояние клеточных органелл цитоплазмы. Активность цитоплазмы и наличие диффузного хроматина в ядре приводят к более быстрому прохождению процесса оплодотворения и вступлению центральной клетки в новый митотический цикл, вследствие чего образование эндосперма происходит раньше, чем зародыша.

В яйцеклетке низкая метаболическая активность ядра сопряжена с низким уровнем активности цитоплазмы (Vazart B., Vazart J., 1966; Van Went, 1970; Cass, 1972), т. е созревание яйцеклетки сопровождалось, вероятно, инактивацией ядра и в то же время накоплением РНК, которая предназначена, по-видимому, для обеспечения ранних этапов эмбриогенеза.

ЛИТЕРАТУРА

Герасимова-Навашина Е. Н., *Гуляев В. А.* Некоторые данные об ультраструктуре зародышевого мешка *Crepis capillaris* (L.) Wall после опыления. — Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 1973, № 89, с. 14—20. — *Зуссман М.* Биология развития. М.: Мир, 1977. 301 с. — *Караванов А. А.* Транскрипционно-активные участки хроматина. — Онтогенез, 1983, т. 14, № 4, с. 339—359. — *Хвединич О. О.* Процес запліднення у трітікале. — Укр. бот. журн., 1983, т. 40, № 4, с. 31—35. — *Хвединич О. О.*, *Банникова В. П.*, *Сердюк Л. С.* Цитохімічне дослідження зародкового мішка *Nicotiana tabacum* L. — Укр. бот. журн., 1981, т. 38, № 6, с. 18—21. — *Brachet J.* The biological role of the pentose nucleic acids. — The Nucleic Acids, 1955, N 2, p. 476—513. — *Caspersson T.* Quantitative cytochemical determinations on endonuclear structures. — Cold. Spring. Harbor Symp., 1956, vol. 21, p. 1—18. — *Cass D. D.* Ultrastructura of the egg of *Plumbago zeylanica.* — Amer. J. Bot., 1972, vol. 59, N 6, p. 648—651. — *D'Alascio Deschamps R.* Le sac embryonnaire du lin apres la fecondation. — Botaniste, 1972, vol. 55, N 6, p. 273—288. — *Davidson E. H.*, *Grippa M.*, *Kramer F. R.*, *Mirsky A. E.* Genomic function during lampbrush chromosome stage of amphibian oogenesis. — Proc. Nat. Acad. Sci., USA, 1966, vol. 36, N 3, p. 856—863. — *Diboll A. G.*, *Larson D. A.* An electron microscopic study of the mature megagametophyte of *Zea mays.* — Amer. J. Bot., 1966, vol. 53, N 4, p. 391—402. — *Edström J. E. Gale G. C.* The base composition of RNA in lampbrush chromosomes, nucleoli, nuclear sap and cytoplasm of *Triturus* oocytes. — J. Cell Biol., 1963, vol. 19, N 2, p. 279—284. — *Gross P. R.*, *Malkin G. I.*, *Hubbard M.* Synthesis of RNA during oogenesis in sea urchin. — J. Mol. Biol., 1965, vol. 13, N 2. p. 463—481. — *Hertl M.* Zum Nucleolus. — Problem. Z. Zellforsch, 1957, vol. 46, N 1, p. 18—51. — *Jensen W. A.* The ultrastructure and composition of the egg and central cell of Cotton. — Amer. J. Bot., 1965, vol. 52, N 8, p. 781—797. — *Schulz S. R.*, *Jensen W. A.* *Capsella* embryogenesis: the sinergids before and after fertilization. — Amer. J. Bot., 1968, vol. 55, N 5, p. 541—552. — *Stockinger L.* Das Kern Korporchen. — Protoplasma, 1953, vol. 42, N 4, p. 365—413. — *Van Went J. L.* The ultrastructure of the egg and central cell of *Petunia.* — Acta Bot. Neerl, 1970, vol. 19, N 3, p. 313—322. — *Vazart B.*, *Vazart J.* Infrastrukture de sac embryonaise du lin (*Linum usitatissimum* L.). — Rev. Cytol. et Biol. Veget., 1966, vol. 29, N 3—4, p. 251—266.

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР, Киев.

Получено 4 VI 1985.

УДК 581.8 : 537.533.35

Бот. журн., т. 71, № 5

Л. В. Наумова

ЗАЛОЖЕНИЕ ФЕЛЛОГЕНА И ФОРМИРОВАНИЕ КЛЕТОК ПЕРИДЕРМЫ У *PHELLODENDRON AMURENSE* (*RUTACEAE*) (УЛЬТРАСТРУКТУРНЫЕ ДАННЫЕ)

L. V. NAUMOVA. PHELLOGEN INITIATION AND THE FORMATION OF PERIDERM CELLS IN *PHELLODENDRON AMURENSE* (*RUTACEAE*) (ULTRASTRUCTURAL DATA)

Проведено электронно-микроскопическое изучение клеток первичной коры до заложения феллогена, во время деления клеток субэпидермы и в процессе дифференциации клеток перидермы *Phellodendron amurense.* Показано, что перед заложением феллогена, в клетках эпидермы формируется довольно хорошо развитый гранулярный эндоплазматический ретикулум (ЭР), изменяется структура митохондрий, увеличивается число липидных капель. Наблюдается утолщение оболочек и кутикулы. В клетках субэпидермального слоя коры перед заложением феллогена существенные изменения в структуре клеток не происходят. Образовавшаяся клетка феллодермы имеет сходную структуру с клеткой первичной коры. Клетки феллогена значительно отличаются от клеток коры. Первые имеют более крупные ядра, сильнее развитый аппарат Гольджи и гранулярный ЭР, меньшую вакуолизацию, их пластидный аппарат представлен главным образом лейкопластами, а не хлоропластами. Для дифференцирующихся клеток феллемы наиболее характерной чертой субмикроскопического строения протопласта является хорошо развитый агранулярный ЭР, формирование которого наблюдается во время появления первых субериновых пластинок.

Вопросы, связанные с образованием, строением, местом возникновения перидермы и деятельностью образовательного слоя, впервые были выяснены обширными исследованиями C. Sanio (1860), а в дальнейшем — F. Höhnel (1877), H. Douliot (1889), J. E. Weiss (1890). С тех пор сделано немало работ по изучению формирования перидермы у разных видов растений, но в основном — на уровне светового микроскопа (Marion, 1929; Lier, 1955; Блукет, 1958, 1959; Белостоков, 1960). Исследования по заложению феллогена и формированию перидермы на оптическом уровне провел С. Ш. Шамбетов, обобщив все существующие данные по этому вопросу в обзорной работе (Шамбетов, 1960). Формирование перидермы изучали также Г. Б. Ибраева (1961), А. П. Нечаев (1962, 1963), Г. П. Белостоков (1963), W. R. Bowen (1963), D. E. Robinson и J. K. Grigor (1963), Y. Waisel с соавторами (1967), T. Arzee с соавторами (1968, 1970), N. Lipschitz и Y. Waisel (1970), A. K. M. Ghouse и Y. Mohd (1975), В. И. Спесивцева (1978) и др. Существует немало работ по исследованию ультраструктуры клеток перидермы (Falk, El-Hadidi, 1961; Sitte, 1962, 1975; Rainbow, White, 1972; Barckhausen, Rosenstock, 1973; Parameswaran e. a., 1976; Litvay, Krahmer, 1977; Soliday e. a., 1979; Schmidt, Schönherr, 1982; Vogt e. a., 1983, и др.), но почти все они посвящены изучению структуры суберинизированных клеточных оболочек феллемы. Лишь J. Wattendorff (1974a, b) исследовал изменения в ультраструктуре протопласта клеток феллемы; публикаций по структуре всех клеток перидермы в процессе их дифференциации нет.

Целью нашей работы было изучение заложения клеток феллогена, формирования феллодермы и феллемы у однолетних побегов *Phellodendron amurense.*

Материал и методика исследования

Объектом исследования был *Phellodendron amurense* Rupr. (*Rutaceae*), произрастающий в ботаническом саду г. Ленинграда. Сбор материала проводили в 1983—1984 гг.

В эти годы новые побеги появились 27—28 мая; к 5—11 июня они достигали длины 5—9 см; в дальнейшем рост в длину сильно замедлялся и к концу лета однолетние побеги вырастали до 8—12 см. Рекогносцировочные исследования, проведенные под световым микроскопом, показали, что 8—11 июня феллоген еще не закладывается. 15 июня наблюдали первые деления субэпидермальных клеток коры. К 22 июня деления распространялись по всему периметру сечения стебля.

Для электронно-микроскопических исследований материал фиксировали до начала закладки феллогена (8—11 июня), во время появления первых делений субэпидермальных клеток коры (15 июня) и в процессе дифференциации клеток феллемы (с 22 июня по 2 июля). Кусочки тканей вырезали из средней части первого междоузлия стебля и фиксировали глутаровым альдегидом и четырехокисью осмия по общепринятой методике. Материал заливали в аралдит. Ультратонкие срезы готовили на ультратоме «Reichert». Материал исследовали при помощи электронных микроскопов «Tesla» BS-500» и «JEM-7A».

До начала заложения клеток феллогена и во время появления первых делений изучали ультраструктуру основных клеток эпидермы и клеток субэпидермального слоя коровой паренхимы. В период формирования феллемы исследовали клетки феллодермы, феллогена, дифференцирующейся феллемы.

Результаты исследований

До появления первых делений субэпидермальных клеток коры (8—11 июня) основные клетки эпидермы имеют довольно тонкие оболочки и слабо развитую кутикулу, пронизанную дендритами. Основной объем клетки занимает центральная вакуоль. В пристенном слое цитоплазмы можно встретить и мелкие прозрачные вакуоли. Органеллы располагаются главным образом у внутренней тангентальной стенки. Пластиды имеют слабо развитую тилакоидную систему, в их строме часто можно наблюдать белковые кристаллы, периферический ретикулум, некрупные пластоглобулы. Митохондрии довольно крупные, их матрикс электронно-плотный с хорошо развитыми длинными кристами. Профили

срезов крист имеют серповидную форму, их полости расширены. Это так называемые конденсированные митохондрии (Hackenbrock, 1966). В матриксе митохондрий нередко встречаются интрамитохондриальные гранулы. Микротела (пероксисомы) отмечены редко. Эндоплазматический ретикулум (ЭР) — как гранулярный, так и агранулярный. Цистерны гранулярного ретикулума обычно располагаются параллельно оболочке клетки. Часто обнаруживаются расширения цистерн. Аппарат Гольджи довольно активный. Рибосомы в основном собраны в полисомы.

Клетки субэпидермального слоя коровой паренхимы до появления первых делений (8—11 июня) имеют толстые первичные оболочки с разветвленными плазмодесмами. Почти весь объем клетки занимает центральная электронно-прозрачная вакуоль (табл. I, *А*). Ядра крупные, с диффузным хроматином. Хлоропласты правильной эллипсоидной формы. Их тилакоидная система хорошо развита; граны состоят из большого числа тилакоидов (до 20) (табл. I, *А*). В строме хлоропластов нередко выявляются крахмальные зерна, довольно крупные пластоглобулы, элементы периферического ретикулума, а иногда и белковые включения. Митохондрии часто располагаются группами (табл. I, *А*), обычно они округлые, но иногда встречаются и сильно вытянутые. Полости их крист узкие. Пероксисомы имеют кристаллические включения. Диктиосомы довольно активные, с крупными пузырьками Гольджи. ЭР представлен в основном гранулярной формой. Его цистерны местами сильно расширены. Рибосомы собраны в полисомы.

Клетки коры, находящиеся глубже, практически ничем не отличаются по своему строению от субэпидермальных клеток. Различия обнаруживаются лишь в том, что в клетках глубжележащих слоев коровой паренхимы пластиды и крахмальные зерна в них несколько крупнее.

Ко времени появления первых делений субэпидермальных клеток (15 июня) клетки эпидермы остаются живыми, но их структура значительно изменяется (табл. I, *Б*). Оболочки клеток становятся толще. У антиклинальных стенок в области срединных пластинок, расположенных ближе к кутикуле, выявляются электронно-прозрачные образования. В вакуоли образуются электронно-плотные включения (табл. I, *Б*). Тилакоидная система пластид почти полностью редуцируется (табл. I, *Б*); можно наблюдать лишь отдельные тилакоиды, часто раздутые, с электронно-прозрачным содержимым. Пластоглобулы становятся несколько крупнее и их количество увеличивается. В строме пластид появляются небольшие крахмальные зерна, белковые кристаллы приобретают бо́льшие размеры. Изменяется структура митохондрий. Их матрикс становится гораздо менее электронно-плотным; содержимое крист по плотности почти не отличается от матрикса. Кристы укорачиваются, их полости — у́же. Такие митохондрии можно отнести к ортодоксальному типу (Hackenbrock, 1966). ЭР развит значительно сильнее (табл. I, *Б*). Его длинные цистерны вытянуты вдоль оболочек клетки. В аппарате Гольджи значительные изменения не обнаружены. Число липидных капель увеличивается.

В структуре субэпидермальных клеток к этому времени (15 июня) существенные изменения не обнаружены. Пластиды имеют развитую систему тилакоидов. В строме наблюдаются крахмальные зерна, крупные пластоглобулы, белковые включения. Довольно хорошо развиты ЭР и аппарат Гольджи. Оболочки утолщены. Клетки сильно вакуолизированы. Перед началом деления ядро занимает центральное положение. Здесь же в основном концентрируются органеллы, но в их структуре изменения не выявлены. После деления ядерного материала происходит заложение клеточной пластинки (табл. I, *Г*), она возникает путем слияния пузырьков, которые располагаются в экваториальной плоскости фрагмопласта. Клеточная пластинка имеет форму диска и растет центробежно по направлению к стенкам материнской клетки путем включения в нее все новых пузырьков. После образования клеточной пластинки начинается отложение на нее материала первичной клеточной оболочки. В делящихся клетках субэпидермы число и активность диктиосом сильно возрастают по сравнению с неделящимися клетками.

В результате деления субэпидермальной клетки образуются клетка феллодермы и клетка феллогена. Перидерма бархата амурского имеет однослойную

феллодерму. Структура клеток феллодермы сходна со структурой клеток субэпидермы, из которых они произошли. Клетки феллодермы имеют крупные центральные вакуоли. В них иногда можно встретить электронно-плотные мелкие включения. Гистохимические исследования показали, что эти включения имеют белковую природу. Пластиды в основном представлены хлоропластами правильной формы с хорошо развитой тилакоидной системой (табл. I, *Б*). В их строме можно обнаружить некрупные крахмальные зерна и пластоглобулы. Иногда встречаются пластиды со слабо развитой тилакоидной системой. Единичные тилакоиды в таких пластидах раздутые, их содержимое или электронно-прозрачное или плотнее стромы. В строме таких пластид можно наблюдать периферический ретикулум. Митохондрии имеют типичное строение, довольно часто располагаются группами по 3—9. Кристы расширены. Цитоплазма насыщена рибосомами, как правило, собранными в полисомы. ЭР представлен гранулярной формой. Пероксисомы встречаются редко. В оболочках клеток феллодермы нередко можно видеть разветвленные плазмодесмы.

В противоположность феллодерме клетки феллогена значительно отличаются по структуре от клеток коры, из которых они образовались. Значительную часть объема клетки занимает крупное ядро с ядрышком больших размеров, иногда в ядре наблюдаются два ядрышка. Пластиды отличаются от пластид клеток коры (табл. II, *А*). Пластидный аппарат представлен главным образом лейкопластами, но встречаются и хлоропласты. Иногда тилакоиды пластид имеют обратный контраст. Митохондрии округлые, со светлым матриксом. Полости крист узкие (табл. II, *Б*). Аппарат Гольджи развит хорошо. Диктиосомы активные, с крупными пузырьками Гольджи (табл. II, *Б*). Цитоплазма более насыщена рибосомами и элементами гранулярного ЭР.

Весьма своеобразное строение имеют клетки дифференцирующейся феллемы. Сразу же после деления, когда оболочки ее клеток еще тонкие и процесс суберинизации не начался, они по своей субмикроскопической организации сходны с клетками феллогена. Клетки феллемы сильно вакуолизированы; вакуоль чаще электронно-прозрачная, реже — с мелкими темными включениями. Ядро крупное. Цитоплазма занимает пристенный слой. Как правило, пластиды представлены мелкими лейкопластами, но иногда можно встретить хлоропласты с хорошо развитой тилакоидной системой. Тилакоиды таких пластид имеют обратный контраст. Митохондрии крупные, с просветленным матриксом. Очень хорошо развиты аппарат Гольджи и гранулярный ЭР. Его длинные цистерны со светлым содержимым хорошо видны в плотной гиалоплазме. Цитоплазма насыщена рибосомами, часто собранными в полисомы. Элементы агранулярного ЭР встречаются крайне редко. Иногда в цитоплазме можно видеть мелкие липидные капли. Такую структуру клетки феллемы имеют очень короткое время.

С появлением первых субериновых пластинок в вакуолях накапливается больше электронно-плотных включений. Пластиды представлены только лейкопластами (табл. II, *В*). Митохондрии округлые, полости крист несколько расширены, матрикс мелкозернистый. Аппарат Гольджи по-прежнему очень активный (табл. II, *В*). Длинные цистерны гранулярного ЭР часто имеют расширения. Наиболее существенным изменением в структуре протопласта клеток феллемы в этот период является формирование развитого агранулярного ЭР (табл. II, *В*). Элементы ЭР нередко почти вплотную примыкают к плазмалемме. Возможно, иногда образуется и прямая связь между мембранами ЭР и плазмалеммой (табл. II, *Г*, показано стрелкой). Но для того чтобы с уверенностью говорить об этом, нужно исследовать структуру мембран таких образований.

В дальнейшем в структуре протопласта дифференцирующихся клеток феллемы существенные изменения не наблюдаются, лишь увеличивается плотность гиалоплазмы и в вакуолях больше накапливается электронно-плотных включений. Обращает на себя внимание тот факт, что в частично суберинизированных оболочках клеток феллемы обнаруживаются плазмодесмы (табл. II, *Д*). Толщина суберинового слоя в области поры с плазмодесмами больше, чем на протяжении остальной части оболочки клетки.

К моменту окончания суберинизации гиалоплазма становится настолько плотной, что не всегда достаточно четко выявляются органеллы и протопласт начинает разрушаться. Полностью дифференцированные клетки феллемы мертвые (табл. II, *Е*).

Заключение

Анализ полученных данных показывает, что в клетках эпидермы перед появлением первых делений клеток коры происходят значительные изменения. Образуется довольно сильно развитый гранулярный ЭР, изменяется структура митохондрий, увеличивается число липидных капель, в вакуолях появляются электронно-плотные включения. Однако трудно сказать, имеют ли данные изменения отношение к заложению феллогена. Скорее всего они связаны с наблюдающимся в это время резким увеличением толщины оболочек и кутикулы.

У клеток субэпидермального слоя коры (где и закладывается феллоген) ко времени появления первых делений не обнаружено никаких изменений в структуре органелл, вакуолизации и толщине оболочек; и по своему строению эти клетки практически не отличаются от остальных клеток коры, расположенных глубже. Различия проявляются лишь в том, что хлоропласты клеток, лежащих во втором и более глубоких слоях коры, крупнее и их крахмальные зерна больше, чем у клеток субэпидермального слоя. И даже с началом деления субэпидермальных клеток основная перестройка у них сводится лишь к тому, что ядро и бо́льшая часть цитоплазмы сдвигаются к центру клетки. Число и активность диктиосом в делящихся клетках субэпидермы выше.

Для дифференцирующихся клеток феллемы наиболее характерной чертой субмикроскопического строения протопласта является хорошо развитый ЭР, формирование которого наблюдается во время появления первых субериновых пластинок. По данным R. Barckhausen и G. Rosenstock (1973), в клетках перидермы картофеля отмечено образование гладкой трубчатой сети ЭР. Авторы обратили внимание на роль ЭР в суберинизации клеточных оболочек. Связь агранулярного ЭР с процессом суберинизации отмечает также J. Wattendorff (1974a, 1980). Так как начало суберинизации оболочек совпадает с интенсивным развитием агранулярного ЭР, можно предположить, что элементы ретикулума вовлечены в процесс суберинизации. Данное предположение подтверждается и тем, что агранулярный ЭР является органеллой, принимающей участие в биосинтезе липофильных веществ (Васильев, 1970), к которым близок также суберин.

Следует отметить, что в частично суберинизированных оболочках феллемы имеются плазмодесмы. A. Ziegler (1960) также наблюдал плазмодесмы в клетках целого ряда видов после суберинизации оболочек. Таким образом, связь дифференцирующихся клеток феллемы может осуществляться через плазмодесмы суберинизированных оболочек.

ЛИТЕРАТУРА

Белостоков Г. П. Формирование чечевичек и их роль в образовании пробки бархата амурского (*Phellodendron amurense* Rupr.). — ДАН СССР, 1960, т. 134, № 5, с. 1244—1247. — *Белостоков Г. П.* Формирование перидермы стеблей бархата амурского в первые годы их жизни. — Изв. АН СССР, сер. биол., 1963, № 2, с. 300—307. — *Блукет Н. А.* О возникновении пробковой ткани у деревьев и кустарников. — Докл. Тимирязев. с.-х. акад., 1958, вып. 36, с. 308—313. — *Блукет Н. А.* Причины замены эпидермиса пробкой у деревьев и кустарников в период крахмалистого минимума. — Изв. Тимирязев. с.-х. акад., 1959, вып. 1, с. 49—58. — *Васильев А. Е.* О локализации синтеза терпеноидов в растительной клетке (данные электронной микроскопии). — Растит. ресурсы, 1970, т. 5, № 1, с. 29—44. — *Ибраева Г. Б.* Нарастание пробки у бархата амурского в условиях Алма-Аты (к введению в культуру). — Тр. Алма-Атинск. бот. сада, 1961, т. 6, с. 92—94. — *Нечаев А. П.* Формирование феллемы на многолетних надземных осевых органах бархата амурского (*Phellodendron amurense* Rupr.). — Бот. журн., 1962, т. 47, № 11, с. 1630—1640. — *Нечаев А. П.* Амурское пробковое дерево: Автореф. дис. . . . докт. биол. наук. Хабаровск, 1963. 44 с.— *Спесивцева В. И.* К вопросу о формировании перидермы у сеянцев некоторых древесных пород. Воронеж, 1978. 11 с. — *Шамбетов С. Ш.* Перидерма коры стеблей. Современное состояние сведений об этой ткани. — Изв. АН КиргССР, сер. биол. наук, 1960, т. 2, вып. 3, с. 91—120. — *Эзау К.* Анатомия семенных растений. Кн. 1. М.: Мир, 1980. 224 с. — *Arzee T., Lipschitz N., Waisel Y.* The origin and development of the phellogen in *Robinia pseudoacacia*. — New Phytol., 1968, vol. 67, N 1, p. 87—93. — *Arzee T., Waisel Y., Lipschitz N.* Periderm development and phellogen activity in shoots of *Acacia raddiana* Savi. — New Phytol., 1970, vol. 69, N 2, p. 395—398. — *Barckhausen R., Rosenstock G.* Feinstrukturelle Beobachtungen zur traumatogenen Suberinisierung beim Knollenparenchym von *Solanum tuberosum* L. — Zeitschr. Pflanzenphysiol., 1973, Bd 69, N 3, S. 193—203. — *Bowen W. R.* Origin and development of winged cork in *Euonymus alatus*. — Bot. Gaz., 1963, vol. 124, N 4, p. 256—261. — *Douliot H.* Recherches sur le periderme. — An. Sci. Naturel-

les., sér. 7, 1889, t. 10, p. 117—158. — *Falk H.*, *El-Hadidi M. N.* Der Feinbau der Suberinschichten verkorkter Zellwände. — Zeitschr. Naturforsch., 1961, Bd 16B, N 3, S. 134—137. — *Ghouse A. K. M.*, *Mohd Y.* The origin and development of phellogen in *Dalbergia sissoo* Roxb. — J. Ind. Bot. Soc., 1975, vol. 54, N 3, p. 183—187. — *Hackenbrock C. R.* Ultrastructural bases for metabolically linked mechanical activity in mitochondria. — J. Cell Biol., 1966, vol. 30, N 2, p. 269—297. — *Höhnel F.* Über den Kork und verkorkte Gewebe überhaupt. — Sitzungsber. Kgl. Akad. Wiss. Wien, Abt. 1, 1877, Nov.-Heft, S. 1—156. — *Lier F. G.* The origin and development of cork cambium cells in the stem of *Pelargonium hortorum*. — Amer. J. Bot., 1955, vol. 42, N 10, p. 929—936. — *Lipschitz N.*, *Waisel Y.* Phellogen initiation in the stem of *Eucalyptus camaldulensis* Dehn. — Austral. J. Bot., 1970, vol. 18, N 2, p. 185—189. — *Litvay J. D.*, *Krahmer R. L.* Wall layering in Douglas-fir cork cells. — Wood Sci., 1977, vol. 9, N 2, p. 167—173. — *Marion B. C.* Cork formation in *Rhododendron*. — Trans. Proc. Bot. Soc. Edinburgh, 1929, vol. 30, pt. 2, p. 127—130. — *Parameswaran N.*, *Cruse J.*, *Liese W.* Aufbau und Feinstruktur von Periderm und Lentizellen der Fichtenrinde. — Zeitschr. Pflanzenphysiol., 1976, Bd 77, N 3, S. 212—221. — *Rainbow A.*, *White D. J. B.* Preliminary observations on the ultrastructure of maturing cork-cells from tubers of *Solanum tuberosum* L. — New Phytol., 1972, vol. 71, N 5, p. 899—902. — *Robinson D. E.*, *Grigor J. K.* The origin of periderm in some New Zealand plants. — Trans. Roy. Soc. New Zealand. Bot., 1963, vol. 2, N 9, p. 121—124. — *Sanio C.* Vergleichende Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Korks. — Jahrb. Wiss. Bot., 1860, Bd 2, S. 39—108. — *Schmidt H. W.*, *Schönherr J.* Fine structure of isolated and non-isolated potato tuber periderm. — Planta, 1982, vol. 154, N 1, p. 76—80. — *Sitte P.* Zum Feinbau der Suberinschichten im Flaschenkork. — Protoplasma, 1962, vol. 54, N 6, p. 555—559. — *Sitte P.* Die Bedeutung der molekularen Lamellenbauweise von Korkzellwänden.— Biochem, Physiol. Pflanzen, 1975, Bd 168, Hf 4, S. 287—297. — *Soliday C. L.*, *Kollattukudy P. E.*, *Davis R. W.* Chemical and ultrastructural evidence that waxes associated with the suberin polymer constitute the major diffusion barrier to water vapor in potato tuber (*Solanum tuberosum* L.). — Planta, 1979, vol. 146, N 5, p. 607—614. — *Vogt E.*, *Schönherr J.*, *Schmidt H. W.* Water permeability of periderm membranes isolated enzymatically from potato tubers (*Solanum tuberosum* L.). — Planta, 1983, vol. 158, N 4, p. 294—301. — *Waisel Y.*, *Liphschitz N.*, *Arzee T.* Phellogen activity in *Robinia pseudoacacia* L. — New Phytol., 1967, vol. 66, N 3, p. 331—335. — *Wattendorff J.* The formation of cork cells in the periderm of *Acacia senegal* Willd. and their ultrastructure during suberin deposition. — Zeitschr. Pflanzenphysiol., 1974a, Bd 72, Hf 2, S. 119—134.— *Wattendorff J.* Ultrahistochemical reactions of the suberized cell walls in *Acorus*, *Acacia* and *Larix*. — Zeitschr. Pflanzenphysiol., 1974b, Bd 73, Hf 3, S. 214—225. — *Wattendorff J.* Cutinisierte und suberinisierte Zellwände: Schutzhüllen der höheren Pflanzen. — Biol. unseres Zeit, 1980, Bd 10, N 3, S. 81—90. — *Weiss J. E.* Beiträge zur Kenntniss der Korkbildung. — Denkschr. Kgl.-Bayer. Bot. Ges. Regensburg, 1890, Bd 6, S. 1—69. — *Ziegler A.* Anatomie und Protoplastik der Oelidioblasten von *Houttuynia cordata*. — Protoplasma, 1960, vol. 51, N 6, p. 539—562.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 5 VII 1985.

УДК 582.26 (479.24)

Бот. журн., т. 71, № 5

С. Г. Рзаева

ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ БЕНТОСА МИНГЕЧАУРСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

S. G. RZAEVA. BENTHIC DIATOMS OF THE MINGECHAUR RESERVOIR

Впервые изучен видовой состав диатомовых водорослей бентоса Мингечаурского водохранилища, в котором обнаружены 130 видов, относящихся к 32 родам, 5 порядкам и 2 подклассам. 56 видов являются новыми для водоемов Азербайджана, 9 имеют ограниченное распространение в водоемах земного шара. Рассмотрена сезонная динамика видового состава диатомовых, выделены комплексы доминантов для каждого сезона.

Мингечаурское водохранилище, созданное в апреле 1953 г. для многолетнего регулирования стока р. Куры, является одним из глубоких водохранилищ СССР и имеет большое значение для народного хозяйства республики.

С 1954 г. на Мингечаурском водохранилище начаты комплексные работы с целью его рыбохозяйственного освоения. Были изучены морфология, гидрология, гидрохимия, зоопланктон водоема (Касымов, 1957).

Фитопланктон водохранилища изучали лишь в период его становления (Рзаева, 1957, 1967). В результате проведенных исследований на этом этапе были выявлены 232 вида водорослей. Из этого числа 150 являются типично планктонными, а 82 — случайно планктонными, обитателями дна и обрастаний. Эти виды приводили впервые для пресноводной флоры Азербайджана, что объясняется малой исследованностью альгофлоры республики. Вновь предпринятое планомерное изучение альгофлоры Мингечаурского водохранилища начато нами с 1979 г. и в основном охватывает бентос.

В настоящем сообщении мы рассматриваем особенности фитобентоса. Прежде всего уточняем, в каком объеме мы принимаем это понятие. Мы употребляем его здесь в широком смысле, т. е. включающем формы, обрастающие различные искусственные и естественные субстраты. Как известно, при создании Мингечаурского водохранилища под водой остались не только обработанные и не обработанные участки земли, но и наземная растительность, галерейные леса побережий рек Алазани и Самура, песчаные, илистые грунты затопленных рек и мелких водоемов. Ложе водохранилища неровное, в нижней части, особенно у правого берега, преобладает глубина 55—75 м. Прозрачность воды меняется по сезонам и составляет соответственно 3—8 м по диску Секки. Водохранилище тепловодное и зимой не замерзает, оно имеет нормальную минерализацию, благоприятное для развития водорослей содержание биогенных элементов и кислорода. Грунт водохранилища серый, илистый.

Материалом для настоящей работы послужили сборы за период 1979—1982 гг., которые собирали, фиксировали и обрабатывали по общепринятой методике («Диатомовый анализ», 1949). Водоросли исследовали с помощью светового микроскопа (МБИ-3 и Amplival, Zeiss-Jena). В бентосе водохранилища обнаружены 130 видов диатомовых водорослей.

Почти все диатомовые бентоса водохранилища относятся к подклассу *Pennatophycidae*, а подкласс *Centrophycidae* представлен только 18 видами и внутривидовыми таксонами из пор. *Coscinodiscales.* Последние в подавляющем большинстве планктонные виды, но мы их отмечали и в бентосе. Так, род *Aulacosira* Thw. представлен в бентосе тремя видами: *A. baicalensis* (K. Meyer) Simonsen, *A. granulata* (Ehr.) Simonsen var. *granulata* и var. *angustissima* (O. Müll.) Simonsen, *A. italica* (Ehr.) Simonsen var. *italica* и var. *tenuissima* (Grun.) Simonsen. Эти виды — обитатели планктона, но активно участвуют и в бентосе водохранилища во все сезоны года. Род *Melosira* Ag. в бентосе представлен одним массовым видом *M. varians* Ag. Немаловажное значение во флоре имеют виды рода *Cyclotella* Kütz., они встречаются и в планктоне, и в бентосе по всему водохранилищу. Это в основном *C. kuetzingiana* Thw. var. *kuetzingiana*, *C. meneghiniana* Kütz., *C. comta* (Ehr.) Kütz. и редкий вид *C. ocellata* Pant. Активная роль принадлежит видам рода *Stephanodiscus* Ehr., которые являются обрастателями разнообразных субстратов. Это галофилы *S. dubius* (Fricke) Hust. и *S. astraea* (Ehr.) Grun. var. *astraea*.

Представители бентоса из подкласса *Pennatophycidae* относятся к 5 порядкам. Из пор. *Araphales* обнаружены неподвижные, обычно прикрепленные к различным подводным предметам особи, среди которых преобладают колониальные формы; это *Tetracyclus lacustris* Ralfs, *Tabellaria fenestrata* (Lyngb.) Kütz., *Meridion circulare* Ag. и многочисленные представители рода *Fragilaria* Lyngb. (22 вида и разновидностей), 10 представителей рода *Diatoma* Bory, которые также в массе развиваются в бентосе водохранилища во все сезоны года.

Из пор. *Raphidiales* следует отметить активную роль видов рода *Eunotia* Ehr., встречающихся по всему водохранилищу и во все сезоны года.

Особое место в бентосе водохранилища занимает пор. *Monoraphales*, его представители развиваются в значительном количестве на самых различных субстратах. Эти одношовные диатомеи в бентосе представлены в основном родами *Cocconeis* Ehr. — 4 вида, *Achnanthes* Bory — 6, *Rhoicosphenia* Grun. — 1. Род *Cocconeis* играет важную роль в прибрежной зоне водохранилища, его виды широко распространены вдоль берега, местами в массе развиваются на макрофитах на незначительной глубине. Род *Rhoicosphenia* представлен одним видом-галофилом *R. curvata*. Его клетки встречаются по всему водохранилищу.

Представители пор. *Diraphales* с простым щелевидным швом на обеих створ-

ках распространены повсеместно. Это в основном подвижные, свободноживущие среди обрастаний и на дне виды родов *Navicula* Bory — 19, *Cymbella* Ag. — 14, *Diploneis* Ehr. — 5, *Amphora* Ehr. — 4, *Pinnularia* Ehr. — 4, *Amphipleura* Kütz. — 2 и др. Неподвижные диатомеи данного порядка немногочисленны по числу видов, но развиваются в водохранилище обильно: это виды и разновидности рода *Gomphonema* Ag.

Из пор. *Aulonoraphales* одним из ведущих в обрастаниях водохранилища является род *Nitzschia* Hass. (16 видов и разновидностей), менее заметна роль видов из родов *Cymatopleura* W. Sm. и *Surirella* Turp.

Наибольшим видовым разнообразием отличаются роды *Fragilaria*, *Navicula*, *Nitzschia*, *Cymbella*, *Achnanthes*, *Diploneis*, *Gomphonema* Ag. Представители этих родов составляют около 40 % всех диатомей, обитающих в бентосе водохранилища.

Диатомовые водоросли исследованного водоема по отношению к солености воды подразделяются на две группы: олигогалобы, преобладающие здесь, и мезогалобы, которых незначительное количество. Среди первых по числу видов (97) выделяется подгруппа индифферентов: *Aulacosira italica* var. *italica*, *Cyclotella socialis* Schütt, *C. comta*, *Tetracyclus lacustris*, *Diatoma vulgare* Bory var. *vulgare*, *Fragilaria capucina* Desm. var. *capucina*, *F. capitata* (Ehr.) Lange-Bertalot и др. Затем по числу видов (26) идет подгруппа галофилов: *Melosira varians*, *Cyclotella meneghiniana*, *Meridion circulare*, *Rhoicosphenia curvata* и др. Наконец, из третьей подгруппы в водохранилище встречается всего 5 галофобов. Группа мезогалобов представлена 11 видами, из них заметно развиты *Amphipleura rutilans* (Trent.) Cl. и *Fragilaria pulchella* (Ralfs) Lange-Bertalot. По отношению к величине pH диатомовые водоросли водохранилища распределяются следующим образом: индифферентов — 97, ацидофилов — 26, алкалифилов — 4 вида и разновидностей.

Почти 70 % водорослей, отмеченных для данного водохранилища, являются космополитами. Однако встречены и некоторые виды, имеющие ограниченное распространение. Среди них *Aulacosira baicalensis*, *Tetracyclus lacustris*, *Diploneis mauleri* (Brun) Cl., *Fragilaria famelica* (Grun.) Lange-Bertalot, *Gomphonema truncatum* Ehr.

Интересной находкой здесь можно считать очень редкий для водоемов СССР пресноводный вид *Cyclotella ocellata*.

Вертикальное распределение бентосных диатомовых водорослей в Мингечаурском водохранилище в основном связано с освещением. Наиболее обильно диатомеи развиваются на глубинах до 15—20 м, ниже встречаются в незначительном количестве. Следует отметить, что диатомовые водоросли не обнаруживают строгой приуроченности к определенному типу субстрата, они поселяются как на мертвых, так и на живых субстратах.

Сезонная смена диатомей выражена нерезко, причина этого прежде всего заключается в довольно высоких зимних температурах. Как известно, Мингечаурское водохранилище зимой не замерзает, в зимний сезон, с декабря по март, температура воды колеблется в пределах от 5.2 до 10.2 °С. В этот период на прибрежных камнях и буях, на обшивке катеров обильно развиваются *Melosira varians*, *Aulacosira granulata*, *A. italica*, *A. italica* var. *tenuissima*, *Thalassiosira weissflogii* (Grun.) Fryxell et Hasle, *Cyclotella kuetzingiana*, *Stephanodiscus astraea*, *S. hantzschii* Grun., *Tabellaria fenestrata*, *Diatoma vulgare* var. *ovale* (Fricke) Hust., *Fragilaria ulna* (Nitzsch) Lange-Bertalot var. *ulna*, *Eunotia submonodon* Hust., *Cocconeis pediculus* Ehr., *Achnanthes minutissima* Kütz., *Diploneis finnica* (Ehr.) Cl., *Stauroneis obtusa* Lagerst., *Navicula placentula* (Ehr.) Grun. f. *placentula*, *N. placentula* f. *lanceolata* Grun., *N. dubia* (Ehr.) Cl., *Caloneis ventricosa* (Ehr.) Meist., *Cymbella turgida* (Greg.) Cl., *Nitzschia frustulum* (Kütz.) Grun., *N. lanceolata* W. Sm., *Cymatopleura solea* (Breb.) W. Sm. В зимний период в водохранилище отмечено всего 68 видов.

Весенний биологический сезон в водохранилище характеризуется тем, что температура воды колеблется от 13 до 18.2 °С. В начале весны, конец марта — апрель, температура воды повышается незначительно, число видов увеличивается постепенно. Доминантами весеннего периода являются *Aulacosira granulata* var. *granulata*, *Amphipleura rutilans*, *Anomoeoneis sphaerophora* (Kütz.) Pfitz. var.

sphaerophora, *Cyclotella socialis*, *Diatoma vulgare* var. *ovale*, *Fragilaria crotonensis* Kitt., *F. ulna* var. *amphirhynchus* (Ehr.) Lange-Bertalot, *Gomphonema acuminatum* Ehr., *G. grunowii* Patr., *G. intricatum* Kütz., *Melosira varians*, *Stephanodiscus dubius*, *Tetracyclus lacustris*, *Tabellaria fenestrata*. К концу весны, в начале мая, видовой состав увеличивается, число видов доходит до максимума (до 95 видов). В это время в водоеме появляются *Achnanthes microcephala* (Kütz.) Grun., *Amphora ovalis* Kütz. var. *ovalis*, *Cocconeis placentula* Ehr. var. *placentula*, *Diploneis smithii* (Bréb.) Cl., *Diatoma hiemale* (Lyngb.) Heib. var. *hiemale*, *D. anceps* (Ehr.) Grun., *Fragilaria tabulata* (Ag.) Lange-Bertalot var. *tabulata*, *Navicula minima* Grun., *N. pupula* Kütz., *Nitzschia obtusa* W. Sm. var. *obtusa*, *Pinnularia microstauron* (Ehr.) Cl. var. *microstauron*, *Stauroneis anceps* Ehr., *Cymatopleura solea* (Bréb.) W. Sm. var. *solea*, *C. elliptica* (Bréb.) W. Sm. var. *elliptica*, *C. elliptica* var. *nobilis* (Hantzsch) Hust., *Surirella turgida* W. Sm. var. *turgida*, *S. robusta* var. *robusta*.

Летний сезон в водохранилище довольно продолжительный — начало мая—конец сентября. Температура воды постепенно повышается, колеблясь в пределах от 18.2 до 31.5 °С. Число видов в этот период доходит до 118, т. е. около 90 % от общего числа видов. Доминанты весеннего сезона в полном составе переходят в летнюю флору, к ним присоединяются еще новые виды: *Achnanthes exigua* Grun., *A. affinis* Grun., *Anomoeoneis sphaerophora* var. *sculpta*(Ehr.) O. Müll., *Amphora coffeaeformis* (Ag.) Kütz., *Cyclotella ocellata*, *Cocconeis placentula* var. *intermedia* (Herib. et Perag.) Cl., *C. placentula* var. *euglypta* (Ehr.) Cl., *Cymbella microcephala* Grun., *C. leptoceros* (Ehr.) Grun., *C. alpina* Grun., *C. lacustris* (Ag.) Cl., *C. aspera* (Ehr.) Cl., *Eunotia submonodon* Hust. var. *submonodon*, *Fragilaria capucina* Desm. var. *capucina*, *F. capucina* var. *mesolepta* Rabenh., *F. vaucheriae* (Kütz.) Lange-Bertalot, *F. capitata* (Ehr.) Lange-Bertalot, *Gyrosigma spenceri* (W. Sm.) Cl., *Navicula cuspidata* Kütz., *N. cocconeiformis* Greg., *N. viridula* Kütz., *N. capitata* var. *hungarica* (Grun.) Ross, *N. cincta* (Ehr.) Kütz., *N. exigua* (Greg.) O. Müll., *N. tuscula* (Ehr.) Grun., *N. lacustris* Greg. var. *lacustris*, *N. lacustris* var. *elongata* Skv. et Meyer, *Pinnularia mesolepta* (Ehr.) W. Sm., *Neidium productum* (W. Sm.) Cl., *Nitzschia linearis* W. Sm. var. *linearis*, *N. vitrea* Norm. var. *vitrea*, *N. frustulum* (Kütz.) Grun. var. *frustulum* и др.

Таким образом, в отличие от весны летом расширяются границы доминирующего комплекса, его состав пополняется все новыми видами. К концу лета число видов диатомовых водорослей все еще увеличивается за счет позднелетних видов. Флористическое разнообразие летнего сезона также увеличивается за счет появления редких видов. Скопление клеток водорослей образует на поверхности различных субстратов слой, который достигает толщины в несколько миллиметров.

Осенний биологический сезон начинается с первой декады октября и продолжается до декабря. Начало этого сезона связано с постепенным понижением прозрачности, температуры воды (от 22.5 до 13.2 °С), уменьшением длины дня. Видовой состав водорослей осенью все еще характеризуется значительным разнообразием, общее число видов снижается не резко, до 76, еще сохраняется ряд летних форм наряду с появлением осенних видов: *Fragilaria virescens* Ralfs var. *virescens*, *F. ulna* var. *amphirhynchus* (Ehr.) Lange-Bertalot, *F. ulna* var. *danica* (Kütz.) Lange-Bertalot, *Achnanthes exigua* Grun., *Amphipleura pellucida* Kütz., *Navicula subtilissima* Cl., *N. minuscula* Schum., *N. cryptocephala* Kütz., *Caloneis ventricosa* (Ehr.) Meist., *Rhopalodia gibberula* (Ehr.) O. Müll. var. *gibberula*, *Nitzschia tryblionella* Hantzsch var. *tryblionella*, *N. subtilis* (Kütz.) Grun. var. *subtilis* и др. Осенними доминантами являются *Aulacosira italica* var. *italica*, *Cyclotella comta*, *Diploneis oblongella*, *Epitemia turgida* var. *turgida*, *Fragilaria famelica*, *F. tabulata* var. *parva*, *Gyrosigma attenuatum*, *Hantzschia elongata* (Hantzsch) Grun. var. *elongata*.

Таким образом, для сезонного развития диатомовых водорослей в бентосе Мингечаурского водохранилища характерно нарастание числа видов к концу лета, т. е. они проявляют один пик в развитии. В целом сезонная смена выражена не резко, что связано с высокими зимними температурами и значительным числом солнечных дней в холодные периоды года.

ЛИТЕРАТУРА

Диатомовые водоросли СССР. Т. 1. Л.: Наука, 1974. 372 с. — *Диатомовый* анализ. Кн. 1. М.: Госгеолиздат, 1949. 398 с. — *Забелина М. М., Киселев И. А., Прошкина-Лавренко А. И., Шешукова В. С.* Определитель пресноводных водорослей СССР. Т. 4. М.: Сов. наука, 1951. 591 с. — *Касымов А. Г.* Гидрофауна нижней Куры и Мингечаурского водохранилища. — Докл. АН АзССР, 1957, т. 13, № 4, с. 425—429. — *Рзаева С. Г.* Сезонные изменения в фитопланктоне Мингечаурского водохранилища. — Докл. АН АзССР, 1957, т. 13, № 4, с. 429—430. — *Рзаева С. Г.* Фитопланктон Мингечаурского водохранилища в начальный период его становления. — В кн.: Споровые растения. Баку: Изд-во АН АзССР, 1967, с. 41—65.

Институт ботаники АН АзССР,
Баку.

Получено 13 V 1982.

УДК 582.26 (574) Бот. журн., т. 71, № 5

Н. И. Ахметова

СЕЗОННАЯ СМЕНА СОСТАВА ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ ВОСТОЧНОГО БАЛХАША

N. I. AKHMETOVA. SEASONAL CHANGES IN THE COMPOSITION OF DIATOMS FROM EASTERN BALKHASH LAKE

Изучена сезонная смена состава диатомовых водорослей в восточной части оз. Балхаш. Длительность вегетации и обильное развитие диатомовых водорослей определяются температурным режимом водоема. Резкая смена в сезонном развитии бентосных диатомовых водорослей в отличие от планктонных не обнаружена.

Имеющиеся в литературе немногочисленные работы по альгофлоре оз. Балхаш (Wislouch, 1923; Скворцов, 1928; Воронихин, 1932, 1934; Закржевский, 1934; Киселев, 1951; Волошина, 1971, 1972; Козенко, Носков, 1972; Фокина, 1978) касались только видового состава. Его сезонная смена в этом водоеме оставалась неизученной. Мы предприняли попытку изучить сезонную смену состава диатомовых водорослей планктона и бентоса Восточного Балхаша.

Материалом для исследования послужили экспедиционные сборы за период май—октябрь 1982 и 1983 гг. при непосредственном участии автора в 1982 г. и сотрудников Гидрометеообсерватории г. Балхаш.

Как известно, сезонная смена состава диатомовых водорослей в значительной степени зависит от условий температурного режима водоема. Приспособленность к тем или иным температурным условиям определяет как длительность вегетации в течение года, так и количественное развитие в отдельные сезоны года (Прошкина-Лавренко, 1955, 1963; Прошкина-Лавренко, Макарова, 1968; Караева, 1972). Для каждого сезона характерны свои комплексы видов, состоящие из небольшого числа доминантов и содоминантов и многочисленных сопутствующих видов.

Обнаруженные в Восточном Балхаше диатомовые водоросли входят в состав двух основных сообществ — планктона и бентоса. Понятие «бентос» мы употребляем в широком смысле, сюда включаются как типично донные формы, так и формы, участвующие в обрастаниях живых (растения) и мертвых (камни) субстратов (Прошкина-Лавренко, 1963; Караева, 1972).

Дифференциацию обилия видов проводили по пятибалльной шкале визуально. На основании такого учета виды разделили на следующие категории: доминанты — виды, развивающиеся «в массе» и «очень часто» в тот или иной сезон; содоминанты — виды, развивающиеся «часто», но не достигающие доминирующего положения. Доминанты и содоминанты — понятия относительные, поскольку виды могут менять свою категорию в зависимости от степени их развития в тот или иной сезон (Прошкина-Лавренко, Макарова, 1968). Сопутствующие — виды, играющие заметную роль во все сезоны, по обилию занимающие третье место

после доминантов и содоминантов с оценкой обилия «нередко»; виды, встреченные нами «редко» и «единично» во всех исследуемых сезонах.

Флора планктонных диатомовых водорослей Восточного Балхаша сравнительно небогата по видовому составу и несколько однообразна в систематическом отношении. Планктон представлен в основном видами из класса *Centrophyceae* с постоянным присутствием в прибрежных участках видов из класса *Pennatophyceae*, обрастающих различные субстраты и обитающих на поверхности дна в восточной части озера.

В весенний сезон, изученный по одному месяцу (май), в исследуемом районе обнаружены 263 вида (407 видов, разновидностей и форм). Средняя температура воды в мае была +15.9 °С. В планктоне весеннего сезона доминировали *Chaetoceros simplex* Ostf., *Ch. subtilis* Cl. var. *subtilis* f. *subtilis*. Часто встречались *Ch. wighamii* Bright., *Ch. muelleri* Lemm., *Cyclotella comta* (Ehr.) Kütz., *C. meneghiniana* Kütz. (табл. I, *1*, *2*), *Thalassiosira bramaputrae* (Ehr.) Hakansson et Loker. Остальные виды, так же как *Chaetoceros gracilis* Schütt, *Actinocyclus ehrenbergii* Ralfs, *Diatoma elongatum* (Lyngb.) Ag. var. *elongatum* и другие, встречались единично. Указанные виды, за исключением видов рода *Chaetoceros* Ehr., обитающих в более осолоненных участках озера, широко распространены по всей акватории Восточного Балхаша. В конце весеннего максимума развития почти все виды рода *Chaetoceros* образуют споры и некоторые из них выпадают из планктона до осени. В весеннем планктоне «в массе» встречались также *Diatoma elongatum* var. *tenue* (Ag.) V. H., *Fragilaria brevistriata* Grun. var. *brevistriata* (табл. I, *4*, *6*), причем в бентосе обилие этих видов было несколько ниже. Это связано, по-видимому, с постоянным ветровым перемешиванием водных масс. Присутствие бентосных диатомей в планктоне сильнее всего сказывается на мелководьях.

Повышения температуры воды и освещения оказывают благоприятное воздействие на развитие диатомовых обрастаний и бентоса. Так, в западном районе Восточного Балхаша и в районе о. Алгазы отмечалось массовое развитие *Mastogloia smithii* Thw. var. *amphicephala* Grun. (табл. I, *10*), который продолжал доминировать в летний и осенний сезоны. Вместе с ним в массе развивались *Cocconeis placentula* Ehr. var. *euglypta* (Ehr.) Cl., *Mastogloia elliptica* (Ag.) Cl. var. *elliptica*, *Cymbella pusilla* Grun., распространение которых идет вплоть до восточных берегов. Обитание же доминирующих видов *Navicula halophila* (Grun.) Cl. var. *halophila*, *Navicula spicula* Hickie ограничивалось центральным и восточным участками исследуемого водоема. Широко распространены с оценкой обилия «часто» *Synedra vaucheria* Kütz., *Gomphonema olivaceum* (Lyngb.) Kütz. var. *calcareum* Cl. (табл. II, *10*), *Rhopalodia gibba* (Ehr.) O. Müll. var. *ventricosa* (Ehr.) Grun. (табл. II, *13*). Присутствие *Mastogloia braunii* Grun. в весеннем сезоне отмечалось только в районе о. Алгазы и п-ова Булай. Еще более локализовано распространение сопутствующих видов, приуроченных к определенному местообитанию. Так, например, вид *Navicula oblonga* Kütz. был обнаружен в бентосе пролива Узкость, *Epithemia zebra* (Ehr.) Kütz var. *porzellus* (Kütz.) Grun. — в бентосе у пос. Каракум, *Lyrella pygmaea* (Kütz.) Kar. — в бентосе восточного прибрежья п-ова Челкар.

Быстрое наступление летнего сезона связано с усилением прогреваемости водоема вследствие относительно небольшой его глубины. Средняя температура воды в этот сезон (июнь—август) была 24.1°. Число видов увеличилось до 308 (468 вместе с разновидностями и формами). Для летнего сезона характерны выпадение из планктона основных представителей весеннего сезона и появление в нем летних видов. Из весенних видов в планктоне оставался только *Cyclotella comta*, ставший доминантом и летнего сезона, а в августе в отдельных районах Восточного Балхаша (мысы Майкамыс, Челкар, о. Кашкантюбек) наблюдалось массовое развитие *Chaetoceros simplex*. По-прежнему продолжали вегетировать некоторые весенние содоминанты. Из летних видов довольно часто в планктоне встречался *Cyclostephanos dubius* (Fricke) Round, имевший широкое распространение по всей акватории озера.

Богаче и разнообразнее по сравнению с весенним представлен бентос летнего сезона. Вместе с весенними доминантами был обильным вид *Rhopalodia gibberula* (Ehr.) O. Müll., интенсивнее, чем в предшествующий сезон, развивались *Fra-*

gilaria construens (Ehr.) Grun., *Synedra ulna* (Nitzsch) Ehr., *Cocconeis scutellum* Ehr. var. *parva* Grun., *Amphora libyca* Ehr., *Cymbella affinis* Kütz. Разнообразнее по видовому составу были летние содоминанты. Вместе с весенним видом *Mastogloia braunii* вегетировали *Rhoicosphenia curvata* (Kütz.) Grun., *Mastogloia elliptica* var. *dansei* (Thw.) Cl., *Amphora pediculus* Grun., *Epithemia turgida* (Ehr.) Kütz., *Campylodiscus clypeus* Ehr. var. *clypeus* et var. *bicostatus* (W. Sm.) Hust., а также многочисленные сопутствующие летние виды (табл. I, *1—19*; табл. II, *15*, *16*). Некоторые из них, как *Amphiprora paludosa* W. Sm., *Amphora coffeaeformis* Ag., *Surirella striatula* Turp., достигали своего максимума обилия в первой половине лета (июнь). Затем число этих видов постепенно сокращалось, и во второй половине лета они встречались единично. Видовой состав диатомовых бентоса значительно обогащался за счет не только увеличения числа сопутствующих видов (*Cymbella helvetica* Kütz., *Nitzschia palea* (Kütz.) W. Sm., *N. obtusa* W. Sm., *N. punctata* (W. Sm.) Grun. var. *aralensis* Borszczow, *Campylodiscus noricus* Ehr.), но и появления видов из родов, отсутствующих в весеннем сезоне: *Tetracyclus* Ralfs, *Tabellaria* Ehr., *Meridion* Ag., *Ceratoneis* Ehr., *Eunotia* Ehr., *Actinella* Lewis, *Trachyneis* Cl., *Frustula* Ag., *Didymosphenia* M. Schmidt. У большого числа обнаруженных диатомовых водорослей бентоса максимум развития наблюдался во второй половине лета (август). В это же время в планктоне в отдельных районах Восточного Балхаша в массе развивались *Chaetoceros simplex*, *Cyclotella comta*, *Tabellaria flocculosa* (Roth.) Kütz.

Переход к осеннему сезону характеризуется понижением температуры: в сентябре до 15, в октябре — до 13.9°. В этот сезон обнаружено наибольшее число видов — 317 (495 вместе с разновидностями и формами). В планктоне вновь появились весенние виды (из рода *Chaetoceros*). После незначительной летней вегетации в различных участках Восточного Балхаша — в районах пролива Узкость и урочища Сары-Исек — наблюдалась вспышка развития *Thalassiosira bramaputrae* var. *bramaputrae* et var. *septentrionalis* (Grun.) Makar. (табл. II, *1*). По-прежнему «в массе» была обнаружена *Cyclotella comta*.

В бентосе продолжали доминировать некоторые весенние и летние виды — *Synedra ulna*, *Mastogloia smithii* var. *amphicephala*, *Gomphonema olivaceum* var. *olivaceum* et var. *calcareum* (табл. II, *3*, *10*), а к содоминантам летнего сезона присоединились осенние виды *Navicula viridula* Kütz. var. *rostellata* Kütz., *N. tuscula* (Ehr.) Grun. var. *intermedia* I. Kiss., *Amphora veneta* Kütz. var. *subcapitata* I. Kiss. (табл. II, *8*), *Gomphonema salinarum* Pant., *Nitzschia amphibia* Grun., *N. frustulum* (Kütz.) Grun. var. *frustulum* (табл. II, *14*), *Campylodiscus noricus*. Последний вид имел вспышку развития в сентябре, а в октябре наблюдалось резкое уменьшение его обилия. По сравнению с летним сезоном обильнее представлены *Achnanthes clevei* Grun. var. *rostrata* Hust., *Mastogloia baltica* Grun., имеющие неограниченное распространение по акватории восточной части исследуемого водоема, а *Navicula salinarum* Grun., *Cymbella lacustris* (Ag.) Cl., *Epithemia argus* Kütz. var. *argus*, *E. intermedia* Fricke, *Nitzschia apiculata* (Greg.) Grun. обнаружены в западном и центральном районах Восточного Балхаша (табл. II, *9*, *11*, *12*). Только в осенний сезон отмечались виды *Cocconeis disculus* (Schum.) Cl. var. *diminuta* (Pant.) Sheshukova, *Navicula humerosa* Bréb., *Cymbella gracilis* (Rabh.) Cl. С понижением температуры воды во второй половине осени развитие диатомовых планктона и бентоса постепенно угасает после активной летней вегетации, видовой состав их заметно обедняется.

Изучение сезонной смены состава диатомовых водорослей Восточного Балхаша позволило выявить большое число эвритермных видов, вегетирующих в течение двух—трех сезонов, совпадающих с периодом открытой воды: *Fragilaria brevistriata*, *Synedra ulna*, *Cocconeis scutellum* var. *parva*, *Rhoicosphenia curvata*, *Mastogloia braunii*, *Cymbella pusilla*, *Gomphonema olivaceum* var. *olivaceum* et var. *calcareum*, *Rhopalodia gibba* var. *ventricosa*. Некоторые из этих видов почти не изменяют своего обилия и в течение всех сезонов занимают положение содоминантов: *Cocconeis scutellum* var. *parva*, *Rhoicosphenia curvata*, *Mastogloia braunii*. Другие, наоборот, в тот или иной сезон обнаруживают вспышки развития, а во второй половине осени проявляют тенденцию к значительному сокращению обилия иногда до «единично» — *Campylodiscus noricus* — и даже полному исчезновению — *Cymbella cymbiformis* (Ag.? Kütz.) V. H., *Surirella striatula*. Боль-

шинство видов, обитающих в Восточном Балхаше, имеют монотонный характер развития и не выделяются значительным обилием в течение всех сезонов. Небольшое число диатомовых водорослей за вегетационный период имеют один пик развития, как, например, *Amphiprora paludosa* — летом, *Navicula humerosa* и *Campylodiscus noricus* — осенью, а у вида *Mastogloia smithii* var. *amphicephala* наблюдались три пика развития — весной, летом и осенью. Виды рода *Chaetoceros* относятся к двусезонным, имеющим два пика развития — весной и осенью. Диатомовые водоросли бентоса Восточного Балхаша менее подвержены сезонным колебаниям, чем планктонные.

ЛИТЕРАТУРА

Волошина Т. Е. О фитопланктоне мелководий озера Балхаш. — В кн.: Биология, экология, география споровых растений Средней Азии. Ташкент: Фан, 1971, с. 5—6. — *Волошина Т. Е.* Качественный состав водорослей мелководной части озера Балхаш до зарегулирования реки Или. — В кн.: Рыбные ресурсы водоемов Казахстана и их использование. Алма-Ата: Кайнар, 1972, вып. 7, с. 111—112. — *Воронихин Н. Н.* Балхашит и водоросли залива Ала-Куль. — Изв. Всес. геол.-развед. объед., 1932, т. 51, вып. 89, с. 1353—1360. — *Воронихин Н. Н.* К флоре водорослей Ала-Куля.— Тр. Сапропелевого ин-та, 1934, т. 1, с. 239—248. — *Диатомовый* анализ/Под ред. А. И. Прошкиной-Лавренко. Кн. 1. Л.: Госгеолиздат, 1949. 239 с. — *Закржевский Б. С.* К флоре водорослей озера Балхаш. — Бюл. Среднеазиат. гос. ун-та, 1934, вып. 19, с. 131—139. — *Караева Н. И.* Диатомовые водоросли бентоса Каспийского моря. Баку: Элм, 1972. 258 с. — *Киселев И. А.* К сведениям о флоре водорослей озера Балхаш. — Учен. зап. ЛГУ, сер. биол. наук, 1951, вып. 29, № 142, с. 199—207. — *Козенко Э. П., Носков А. А.* Фитопланктон озера Балхаш в летний период. — Тез. докл. IV закавк. совещ. по споровым растениям. Ереван, 1972, с. 24—26. — *Прошкина-Лавренко А. И.* Диатомовые водоросли планктона Черного моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. 216 с. — *Прошкина-Лавренко А. И.* Диатомовые водоросли бентоса Черного моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 243 с. — *Прошкина-Лавренко А. И., Макарова И. В.* Водоросли планктона Каспийского моря. Л.: Наука, 1968. 290 с. — *Скворцов Б. В.* О фитопланктоне залива Ала-Куль. — Изв. Среднеазиат. гос. Русск. геогр. о-ва, 1928, т. 18, с. 7—8. — *Фокина А. С.* Современное состояние фитопланктона озера Балхаш. — В кн.: Биол. основы рыб. хоз. водоемов Средней Азии и Казахстана. Фрунзе: Илим, 1978, с. 162—163. — *Wislouch S. M.* Beitrage zur Diatomeen von Asien. I. Die Diatomeen des Balchasch-Sees. — Bericht. Deutsch. Bot. Ges., 1923, Bd 41, Hf 8, S. 325—331.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 26 VII 1984.

УДК 582.2 : 581.9 (571.6)

Бот. журн., т. 71, № 5

Л. А. Медведева

АЛЬГОФЛОРА БАССЕЙНА РЕКИ СЕРЕБРЯНКИ (ПРИМОРСКИЙ КРАЙ)

L. A. MEDVEDEVA. ALGAL FLORA OF THE SEREBRYANKA RIVER BASIN (PRIMORYE REGION)

Приводятся результаты изучения альгофлоры р. Серебрянки — основного водотока Сихотэ-Алинского государственного биосферного заповедника (Приморский край). Всего в альгофлоре реки и некоторых ее притоков найдены 366 видов водорослей (включая внутривидовые таксоны — 500), относящихся к 8 отделам. Выделены основные комплексы водорослей реки, дана характеристика альгофлоры по экологии, галобности, сапробности видов и их отношению к pH среды. Отмечен ряд интересных и редких форм.

Целью настоящей работы является изучение альгофлоры р. Серебрянки и некоторых ее притоков. Ранее для этой реки мы указывали 116 видов водорослей (Медведева, 1981, 1982).

Р. Серебрянка является основным водотоком Сихотэ-Алинского государственного биосферного заповедника. Она берет свое начало на восточном склоне хр. Сихотэ-Алинь у перевала с отметкой 858 м, длина ее — 72 км. На первых

45 км течения река имеет узкую долину, окаймленную высокими и крутыми обрывами. Река здесь изобилует порогами и перекатами со скоростью течения до 1.5 м/с. Перекаты чередуются с плесами с замедленным течением (0.2—0.3 м/с). Ширина русла реки в верховьях 3—10, в среднем течении — 15—30 м. Р. Серебрянка ниже устья р. Заболоченной приобретает равнинный характер, долина расширяется, берега становятся низкими. Река образует множество рукавов и проток, русло ее в приустьевой части у пос. Терней расширяется до 100 м. Притоки р. Серебрянки — это реки и ключи горного и предгорного типов с узкими V-образными долинами, нешироким руслом и быстрым течением.

Мы обследовали русло р. Серебрянки от истока до устья, а также 32 водотока ее бассейна.

Материалом для работы послужили 368 фиксированных формалином проб (преимущественно перифитонных), собранных с июня по октябрь 1976—1982 гг. Для определения диатомовых водорослей были приготовлены и просмотрены 266 постоянных препаратов.

К настоящему моменту альгофлора р. Серебрянки и некоторых ее притоков насчитывает 366 видов водорослей (с разновидностями и формами — 500), относящихся к 115 родам из 8 отделов: *Cyanophyta* — 31, *Bacillariophyta* — 226, *Chlorophyta* — 89, *Xanthophyta* — 10, *Euglenophyta* — 4, *Chrysophyta* — 3, *Rhodophyta* — 2, *Pyrrophyta* — 1. Кроме того, мы отметили 6 родов зеленых нитчатых водорослей, найденных в стерильном состоянии и поэтому не идентифицированных до вида. Наиболее многочисленными и разнообразными в видовом отношении являются диатомовые водоросли. Так, род *Navicula* Bory насчитывает 33 вида (включая внутривидовые таксоны — 50), на втором месте род *Nitzschia* Hass. — 27 (38), на третьем — *Eunotia* Ehr. — 16 (26).

В верхнем и среднем течениях р. Серебрянки, так же как и основные ее притоки, имеет предгорный характер, поэтому на протяжении довольно большого отрезка (около 50 км) вследствие одинаковости экологических условий — каменистое дно, хорошее насыщение воды кислородом, отсутствие биогенов — состав альгофлоры р. Серебрянки довольно однообразен и сходен с альгофлорой ее притоков.

В обрастаниях камней мы выделили следующие альгоценозы.

1. Группировка, составленная исключительно диатомовыми водорослями — *Ceratoneis arcus* (Ehr.) Kütz. с разновидностями, *Diatoma hiemale* (Lyngb.) Heib. с разновидностью, *Cymbella ventricosa* Kütz., *Meridion circulare* Ag., *Cocconeis placentula* Ehr. var. *euglypta* (Ehr.) Cl., *Synedra goulardii* (Bréb.) Grun. var. *telezkoënsis* Poretzky, *S. ulna* (Nitzsch) Ehr., *Achnanthes minutissima* Kütz. var. *cryptocephala* Grun., *Didymosphenia geminata* (Lyngb.) M. Schmidt. В отдельных случаях 1—2 вида из вышеперечисленных могут занимать доминирующее положение, остальные в таком случае являются субдоминантами или присутствуют в небольших количествах.

2. *Hydrurus foetidus* Kirchn. — из золотистых водорослей, субдоминантами являются диатомеи (чаще всего *Ceratoneis arcus* с разновидностями).

3. *Ulothrix zonata* Kütz. — из зеленых водорослей (субдоминантами являются диатомеи).

4. *Phormidium* sp. sp. — синезеленые водоросли (субдоминантами являются диатомеи).

5. *Homoeothrix simplex* Woronich. — из синезеленых водорослей (субдоминантами являются диатомеи).

В местах с замедленным течением часто развиваются виды рода *Tribonema* Derb. et Sol. из желтозеленых водорослей, в мелких затененных местах — *Batrachospermum moniliforme* Roth из красных.

Альгофлора заводей и проток с замедленным течением, образующихся в приустьевой части реки, коренным образом изменяется. В обрастаниях высших растений часто встречаются виды рода *Tolypothrix* Kütz., *Rivularia aquatica* (de Wild.) Geitl. s. l., *Anabaena cylindrica* Lemm. f. *intermedia* Elenk. — из синезеленых водорослей и стерильные зеленые нитчатки из родов *Spirogyra* Link, *Zygnema* Ag. и *Mougeotia* Ag. В массе вегетируют диатомовые водоросли: *Melosira varians* Ag., *Epithemia zebra* (Ehr.) Kütz., *Rhopalodia gibba* (Ehr.) O. Müll., *Cymbella cistula* (Hemp.) Grun., *Cyclotella meneghiniana* Kütz. и др. Также разнообразны прото-

кокковые и десмидиевые из родов *Scenedesmus* Meyen, *Ankistrodesmus* Corda, *Closterium* Nitzsch, *Cosmarium* Corda и *Staurastrum* Meyen.

У пос. Терней на состав воды р. Серебрянки оказывают влияние два фактора: антропогенное воздействие и проникновение соленых вод Японского моря. В обрастаниях камней здесь в массе вегетируют зеленые водоросли: *Enteromorpha prolifera* (O. F. Müll.) J. Ag., *Cladophora glomerata* (L.) Kütz., *Vaucheria* sp. ster., синезеленые — *Calothrix parietina* (Näg.) Thur., *Anabaena laxa* (Rabenh.) A. Br. В большом количестве развиваются также диатомовые водоросли: *Melosira moniliformis* (O. Müll.) Ag., *Stephanodiscus hantzschii* Grun., *Synedra tabulata* (Ag.) Kütz., *Rhoicosphenia curvata* (Kütz.) Grun. и другие виды.

Для проведения эколого-географического анализа альгофлоры р. Серебрянки и ее притоков мы использовали работы М. М. Забелиной с соавторами (1951), А. И. Прошкиной-Лавренко (1953), J. Merilainen (1967, 1969), Н. Н. Давыдовой и Н. А. Петровой (1968), Н. Н. Давыдовой (1983), В. Г. Харитонова (1981), И. И. Васильевой и П. А. Ремигайло (1982), а также справочник «Унифицированные методы исследования качества воды» (1977).

Среди водорослей бассейна р. Серебрянки преобладает группа бентосных организмов — 235 видов; группа планктонных видов также довольно значительна — 63, почти все они отмечены в устье реки. Кроме того, указываются 3 бентосно-планктонных вида и 5 эпифитов.

По отношению к солености воды наиболее многочисленной группой являются олигогалобы — 274 формы. Среди них насчитывается 186 индифферентов; группы галофобов и галофилов примерно равны и содержат 40 и 44 вида соответственно. За счет попадания в устье реки соленых вод Японского моря относительно велика группа мезогалобных видов — 38. Это в основном диатомовые водоросли: *Synedra* sp. sp., *Bacillaria paradoxa* Gmelin, *Nitzschia hungarica* Grun., *N. obtusa* W. Sm. var. *scalpelliformis* Grun., *Amphora holsatica* Hust., *Navicula salinarum* Grun. и другие виды. В небольших количествах отмечены также эвгалобные, морские виды диатомей: *Rhabdonema minutum* Kütz., *Thalassiosira lacustris* (Grun.) Hasle, *Caloneis brevis* Grev. var. *distoma* Grun.

В альгофлоре р. Серебрянки и ее притоков обнаружены 176 видов и разновидностей водорослей, являющихся показательными в отношении pH среды. Из них 73 относятся к группе алкалифилов, 67 — к индифферентам и 36 — к ацидофилам. Большое число алкалифилов, среди которых отмечен ряд массовых форм, объясняется достаточной щелочностью вод рек и ключей заповедника.

Большинство обнаруженных водорослей является космополитами — 210. Довольно велика группа аркто-альпийских форм — 54, среди них имеются и массовые. Группа бореальных форм насчитывает 28 представителей. Найдены также 2 вида, относимых к тропическим. Эти данные свидетельствуют о холодолюбивости и северном характере альгофлоры бассейна р. Серебрянки.

Мы отметили ряд интересных и редких форм: из синезеленых — *Clastidium setigerum* Kirchn., *Anabaena cylindrica* Lemm. f. *intermedia* Elenk., из диатомовых — *Opephora schulzii* Brock., *Brebissonia boeckii* Ehr., *Navicula texana* Patr., *Caloneis pulchra* Messik., *Amphora delphinea* (Bail.) A. S. var. *minor* Cl. и некоторые другие виды.

Из общего числа обнаруженных в бассейне р. Серебрянки водорослей 189 видов являются показателями сапробности воды. Из них группа ксеносапробионтов насчитывает 29 форм, олигосапробионтов — 54, наиболее велика группа бетамезосапробионтов — 85 видов, из группы альфамезосапробионтов отмечено 20 видов, а также из полисапробионтов — один. Почти все массовые виды относятся к первым трем группам, что говорит о значительной чистоте водотоков бассейна. Индекс сапробности основных притоков р. Серебрянки имеет следующие значения:

Ключ Медвежий — 0.4 (ксеносапробная зона, I класс чистоты вод)
Еловый — 0.6 (олигосапробная зона, II класс чистоты вод)
Глубокий — 0.88 (то же)
Дьячковский — 0.98 » »
Р. Заболоченная — 1.0 » »

Ключ Поднебесный — 1.04 (олигосапробная зона, II класс чистоты вод)
Серебряный — 1.17 » »
Р. Бея — 1.4 » »

Соответственно и индекс сапробности р. Серебрянки в верхнем течении равен 1.1, в среднем — 1.2. В устье реки качество воды несколько ухудшается за счет антропогенного воздействия сточных хозяйственных и бытовых вод пос. Терней. Индекс сапробности здесь равен 1.94, что соответствует бетамезосапробной зоне, III классу чистоты вод. Это загрязнение очень незначительно и не является препятствием для прохождения лососевых рыб на нерест в верховья ключей.

В целом альгофлора р. Серебрянки и ее притоков состоит преимущественно из бентосных, олигогалобных, бетамезосапробных видов, предпочитающих среду обитания со щелочной реакцией. Вследствие замедления скорости течения и проникновения соленых вод Японского моря в устье реки наблюдается появление значительного количества планктонных и мезогалобных видов. Наличие большого числа аркто-альпийских и бореальных видов указывает на северный характер альгофлоры бассейна.

ЛИТЕРАТУРА

Васильева И. И., Ремигайло П. А. Водоросли Вилюйского водохранилища. Якутск: ЯФ СО АН СССР, 1982. 115 с. — *Давыдова Н. Н.* Диатомовые водоросли в донных отложениях озер Юго-Восточной Латвии. — В кн.: Изменения в системе «водосбор—озеро» под влиянием антропогенного фактора. Л.: Наука, 1983, с. 201—229. — *Давыдова Н. Н., Петрова Н. А.* Эколого-систематическая характеристика водорослей Ладожского озера. — В кн.: Растительные ресурсы Ладожского озера. Тр. ЛГУ, 1968, т. 21, с. 175—199. — *Забелина М. М., Киселев И. А., Прошкина-Лавренко А. И., Шешукова В. С.* Диатомовые водоросли. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 4. М.: Сов. наука, 1951. 619 с.— *Медведева Л. А.* Материалы к флоре пресноводных водорослей Сихотэ-Алинского государственного заповедника. — В кн.: Систематика, экология и география споровых растений Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1981, с. 10—20. — *Медведева Л. А.* Пресноводные водоросли. — В кн.: Растительный и животный мир Сихотэ-Алинского заповедника. М.: Наука, 1982, с. 28—29. — *Прошкина-Лавренко А. И.* Диатомовые водоросли — показатели солености воды. — В кн.: Диатомовый сборник. Л.: Изд-во ЛГУ, 1953, с. 186—205. — *Унифицированные* методы исследования качества вод. М.: СЭВ, 1977. 91 с. — *Харитонов В. Г.* Диатомовые водоросли бентоса водоемов о. Врангеля. — Нов. сист. низш. раст., 1981, т. 18, с. 33—39. — *Merilainen J.* The diatoms flora and the hydrogen-ion concentration of the water.— An. Bot. Fen., 1967, vol. 4, N 1, p. 51—58. — *Merilainen J.* The diatoms of the meromictic Lake Valkiajärvi, in the Finnish Lake District. — An. Bot. Fen., 1969, vol. 6, N 2, p. 77—104.

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 15 V 1985.

УДК 581.9(285.2)(470.324)

Бот. журн., т. 71, № 5

Е. В. Печенюк

ДИНАМИКА ЗАРАСТАНИЯ ПОЙМЕННЫХ ОЗЕР В ХОПЕРСКОМ ГОСУДАРСТВЕННОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

E. V. PECHENIUK. DYNAMICS OF THE OVERGROWTH OF FLOOD PLAIN LAKES IN KHOPERSK STATE RESERVE

Показано изменение зарастания трех пойменных водоемов, расположенных в различных частях поймы, за период с 1940 по 1979 г. Наиболее заметно влияет на растительность водоемов длительное и высокое весеннее половодье после ряда засушливых лет с низким меженным уровнем реки и низкой обводненностью поймы. В целом направленный сукцессионный процесс зарастания пойменных озер носит ярко выраженный флуктуирующий характер, что нужно учитывать при изучении водной растительности.

Динамике зарастания пойменных водоемов посвящены исследования С. А. Красовской (1959) и В. И. Матвеева (1971), отдельные сведения можно найти в работах И. Д. Богдановской-Гиенэф (1950), М. В. Маркова с соавто-

рами (1955). Все они сходятся во мнении, что на зарастание пойменных водоемов наряду с их происхождением (Марков и др., 1955) и топографическим положением (Богдановская-Гиенэф, 1950) несомненное влияние оказывает гидрологический режим поймы, обводненность которой в общих чертах связана с меженным уровнем реки.

В Хоперском государственном заповеднике, по данным В. И. Бирюкова с соавторами (1976) и «Летописи природы»,[1] минимальный уровень р. Хопер менялся следующим образом (см. рисунок). В 40-е годы минимальный уровень реки был относительно высоким, пойма была хорошо обводнена. В конце 40-х годов началось падение минимального уровня реки, и все 50-е годы обводненность поймы была низкой, особенно засушливым был 1954 г. Высокое половодье 1955 г. и относительно большое количество осадков в 1956 г. повысило минимальный уровень в 1956 г., но и тогда он не достиг среднемноголетнего значения. Высокий меженный уровень реки наблюдался в 1960 г., затем он опустился и все 60-е и начало 70-х годов характеризовались низкой обводненностью поймы. Очень сильно обмелели пойменные водоемы в 1972 г., несколько меньше — в 1975 г. В 1976 г. при довольно низком весеннем паводке, но большом количестве осадков начался подъем меженного уровня реки и обводненность пойменных озер улучшилась. Конец 70-х годов характеризовался высокими значениями минимального уровня реки и высокой обводненностью пойменных водоемов.

О состоянии растительности озер в относительно многоводные 40-е годы и засушливые 1949—1954 гг. можно судить по архивным материалам К. И. Шурыгиной [2] и работе Красовской (1959). Данные о зарастании водоемов в 1976—1979 гг. собраны нами.

В 1944 г. Шурыгина осмотрела большинство водоемов заповедника, собрала материал об их растительности. Самыми распространенными водными и прибрежно-водными растениями были *Nymphaea* sp., *Nuphar lutea* (L.) Smith, *Lemna* sp., *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid., *Stratiotes aloides* L., *Typha angustifolia* L. и *Ceratophyllum demersum* L. В 1976 г. мы также провели рекогносцировочное обследование большинства озер заповедника. С данными, полученными в 1944 г., оказалось возможным сравнить состояние 98 водоемов. Большинство из них сильно изменилось: произошло расширение поясов растительности, у берегов развился пояс гигрофитов. По сравнению с 1944 г. возросла встречаемость всех надводных видов (гелофитов). Встречаемость *Butomus umbellatus* L. увеличилась в 8 раз, *Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult. — в 7 раз, стало больше *Carex* sp. и *Sparganium* sp. Встречаемость растений с листьями, плавающими на поверхности воды (нейстофитов), изменилась неоднозначно: в 7 раз возросла встречаемость *Salvinia natans* (L.) All., в 5 раз — *Polygonum amphibium* L., в 2 раза — *Potamogeton natans* L. Но несколько реже по сравнению с 1944 г. стали встречаться *Nymphaea* sp., *Nuphar lutea*. Встречаемость погруженных видов (гидатофитов), в частности *Potamogeton* sp., возросла в 2.5 раза. Встречаемость *Myriophyllum* sp., *Ceratophyllum demersum* и *Stratiotes aloides* снизилась.

Казалось бы, произошли явные сукцессионные изменения, свидетельствующие о прогрессирующем зарастании озер. Но высокое и длительное половодье 1977 г., продолжающийся подъем меженного уровня р. Хопер и соответственно улучшение обводненности пойменных водоемов резко изменили состав видов и распределение фитоценозов озер.

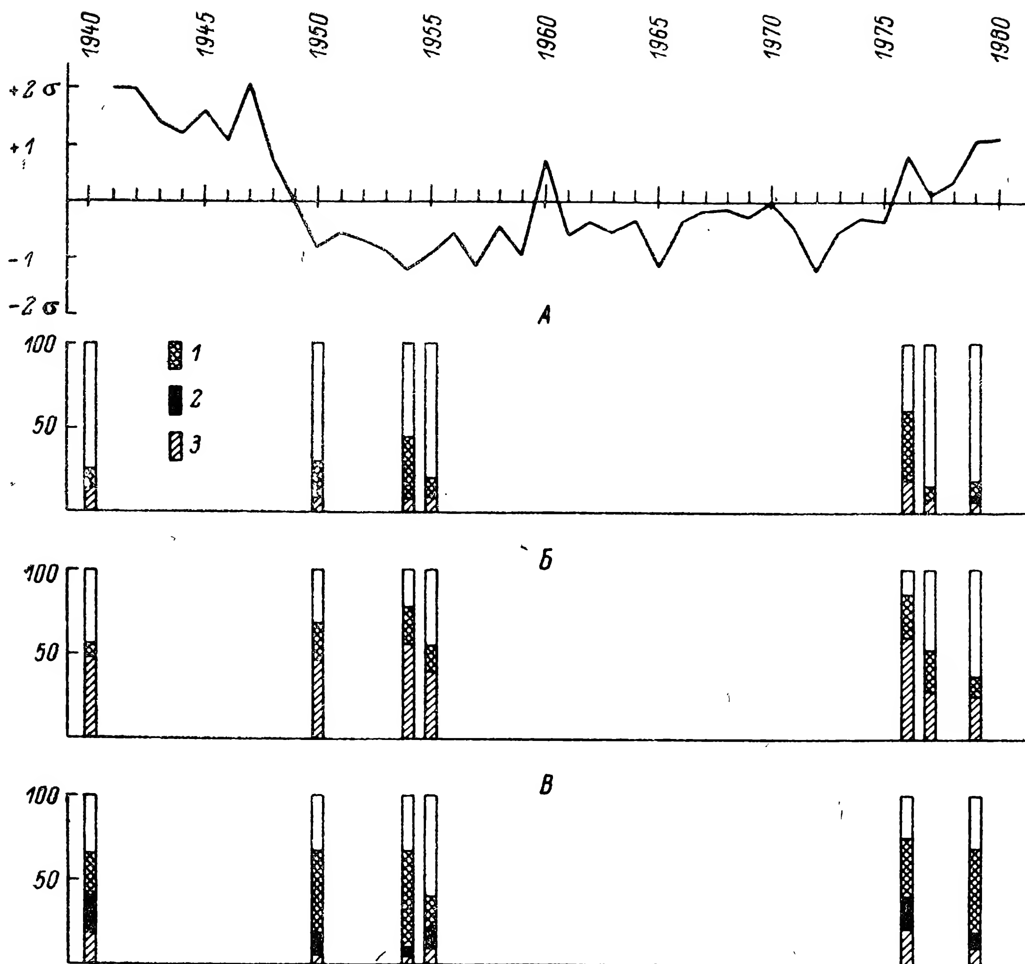
В настоящей статье мы остановимся на изменении растительности трех водоемов (озера Серебрянка Удельная, Юрмище и Ореховское), различающихся по расположению в пойме и характеру зарастания; степень его зависимости от обводненности поймы показана на рисунке.

Притеррасное оз. Серебрянка Удельная имеет вытянутую форму и расширение в центральной части. Дно песчаное, неровное, с ямой

---

[1] «Летопись природы Хоперского государственного заповедника 1971—1980 гг.» хранится в архиве заповедника.

[2] «Водный фонд Хоперского государственного заповедника», ч. 1 и 2, 1945 — рукопись отчета о научно-исследовательской работе. Хранится в архиве заповедника.



Минимальный уровень р. Хопер (в долях среднеквадратичного отклонения σ от среднемноголетнего значения) и степень зарастания водоемов (процент от общей их площади — *ось ординат*).

А — оз. Серебрянка Удельная, *Б* — оз. Юрмище, *В* — оз. Ореховское; *1* — пояс гидатофитов, *2* — пояс нейстофитов, *3* — пояс гелофитов и гигрофитов.

глубиной до 7 м, берега озера высокие, крутые и пологие. По данным Красовской (1959), в 1940 г. растительный покров озера состоял из зарослей *Typha angustifolia* вдоль пологого берега, небольших участков *Scirpus lacustris* L., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Nymphaea candida* C. Presl, зарослей гидатофитов: *Potamogeton perfoliatus* L., *Myriophyllum spicatum* L. и *Ceratophyllum demersum*. Площадь растительности составляла 25 % от площади озера. По описанию Шурыгиной, растительность озера в 1944 г. была такой же, как в 1940. С 1948 г. начался засушливый период, обусловленный уменьшением осадков и невысокими весенними паводками. Уже в 1950 г. Красовская (1959) отметила падение уровня воды озера, расширение площади зарослей погруженной растительности. В 1954 г., когда был зарегистрирован наименьший меженный уровень реки за 50-е годы, зарастание оз. Серебрянка Удельная возросло до 45 % за счет большего развития погруженной растительности, причем значительно возросли площади смешанных зарослей *Myriophyllum spicatum*, *Ceratophyllum demersum* и *Najas marina* L. По сравнению с 1950 г. в 4 раза сократилась площадь заросли *Nymphaea candida*. В связи с засухой несколько сократилась площадь пояса гелофитов: вдвое снизилась площадь сообществ *Phragmites australis*, совсем не были отмечены заросли *Scirpus lacustris*, а площадь пояса *Typha angustifolia* возросла вдвое. В 1955 г. высокое и длительное половодье вызвало резкое снижение степени зарастания озера

(до 21 %) из-за слабого развития зарослей погруженных видов. Общая площадь зарастания гидатофитами по сравнению с 1954 г. снизилась почти в 4 раза. Возросла площадь заросли *Nymphaea candida*. В 1956 г. возросла площадь пояса гелофитов из-за расширения площади *Phragmites australis* и возникновения ассоциации Typha angustifolia—Scirpus lacustris. Площадь ассоциации Typha angustifolia сократилась. Увеличилась площадь заросли *Nymphaea candida*, появились заросли *Polygonum amphibium*. Еще больше сократились по площади сообщества погруженных видов (Красовская, 1959).

По нашим наблюдениям за засушливый период в начале 70-х годов, оз. Серебрянка Удельная сильно обмелело и заросло. В 1976 г. пояс *Typha angustifolia* располагался на обсохшем прибрежье, выше и ниже этого пояса до уреза воды развивалось гигрофильное разнотравье с порослью *Salix triandra* L. Мелководья озера заросли гидатофитами, в основном *Myriophyllum spicatum*, *Ceratophyllum demersum*, *Potamogeton perfoliatus*, *P. crispus* L., *P. lucens* L., *P. pectinatus* L., *Caulinia minor* (All.) Coss. et Germ. и *Najas marina*. По сравнению с 40-ми и 50-ми годами полностью исчезла *Nymphaea candida*, но появился небольшой участок *Potamogeton natans*. Общая площадь зарастания составила 61 % от площади озера, бóльшая часть приходилась на долю погруженной растительности.

Высокое и длительное половодье 1977 г. оказало очень сильное воздействие на зарастание этого водоема. Уровень воды поднялся, погибло гигрофильное разнотравье, изредился, а на нижней границе пояса погиб *Typha angustifolia*, на месте его зарослей образовались несомкнутые группировки *Polygonum amphibium* и *Potamogeton lucens*. От пояса гидатофитов остались отдельные фрагменты, состоящие в основном из небольших зарослей *Potamogeton perfoliatus* и *Ceratophyllum demersum*. Степень зарастания озера сократилась до 16 %.

В 1978 г. вдоль берегов озера, на месте залитого пояса гигрофитов и в разреженных зарослях *Typha angustifolia* начали формироваться фрагменты пояса *Polygonum amphibium*, появились небольшие заросли *Scirpus lacustris*.

В 1979 г. общая площадь зарастания увеличилась до 18 % за счет развития возле берегов прерывистого пояса *Polygonum amphibium* и некоторого увеличения зарослей *Potamogeton perfoliatus* и *P. lucens*. Пояс гелофитов, в котором доминирующим видом стал *Scirpus lacustris*, сократился до 6 % от площади озера и продвинулся выше по склону прибрежья.

Оз. Юрмище располагается в основном в центральной пойме, имеет вытянутую форму, ровное, заиленное дно глубиной до 4 м, низкие, твердые берега.

Растительность озера в 1940 г. состояла из поясов *Phragmites australis* и *Typha angustifolia*, зарослей *Nymphaea candida*. Мелководные участки были заняты чистыми зарослями *Ceratophyllum demersum*. Общая площадь растительности составляла 55 % от площади озера. В 1944 г. растительность озера была представлена теми же поясами, что и в 1940 г. В засушливом 1954 г. зарастание озера возросло до 78 % за счет расширения пояса гелофитов и *Ceratophyllum demersum*. В 1955 г. сократились площади зарослей гелофитов и *Ceratophyllum demersum* и общая площадь зарастания снизилась до 56 %. В 1956 г. наряду с увеличением зарослей *Ceratophyllum demersum* образовались сообщества *Stratiotes aloides* (Красовская, 1959).

В 1976 г. растительный покров озера также состоял из пояса гелофитов и зарослей *Ceratophyllum demersum*, но степень зарастания возросла до 86 %. Высокое половодье 1977 г. вызвало изреживание и гибель на глубине *Typha angustifolia* и *Phragmites australis*, сокращение зарослей *Ceratophyllum demersum*, вследствие чего степень зарастания снизилась до 52 %.

В изреженных зарослях *Typha angustifolia* и *Phragmites australis* начал разрастаться *Stratiotes aloides*. В 1979 г. участки изредившихся зарослей *Typha angustifolia* на глубине погибли, площадь *Ceratophyllum demersum* еще более сократилась, площадь сообществ с участием *Stratiotes aloides* возросла по сравнению с 1977 г. с 1 до 4 %. Увеличилась площадь сообществ *Nuphar lutea* и *Nymphaea candida*, но общая площадь растительности стала составлять 38.5 % от площади водоема.

Прирусловое оз. Ореховское имеет подковообразную форму, ров-

ное илистое дно, максимальную глубину около 4 м, берега — один высокий и крутой, другой низкий и пологий. В 1940 г. возле пологого берега находился пояс *Typha latifolia* и *Glyceria maxima* (C. Hartm.) Holmb., более глубоководные участки занимали сообщества *Nymphaea candida*, *Potamogeton natans*, *Trapa natans* L., *Stratiotes aloides*, *Ceratophyllum demersum*, *Potamogeton berchtoldii* Fieb. Заросли макрофитов составили 64 % от площади озера. Увеличение зарастания озера в 1954 г. до 68 % происходило за счет расширения зарослей *Stratiotes aloides*, площадь которых в 1955 г. резко сократилась, вызвав общее сокращение процента зарастания до 40.

В 1976 г. по сравнению с 50-ми годами расширился пояс *Typha latifolia* и *Glyceria maxima*, в центре озера на мелководьях появились округлые заросли *Typha angustifolia*, возросла площадь сообщества *Potamogeton natans*, почти полностью исчезли *Nymphaea candida* и *Trapa natans*. Общая площадь растительности, из которой половина приходилась на долю *Stratiotes aloides*, составила 76 % от площади озера. После половодья 1977 г. несколько сократились площади *Stratiotes aloides* и *Potamogeton natans* и ширина поясов надводных видов. В следующие 2 года высокая обводненность озера вызвала изреживание *Typha angustifolia*, значительное сокращение ширины поясов *T. latifolia* и *Glyceria maxima* и расширение зарослей *Stratiotes aloides*, которые заняли местообитания погибших и изредившихся зарослей надводных видов. Зарастание осталось довольно высоким и составило 69 % от площади озера.

Степень зарастания указанных водоемов в периоды с различной обводненностью наиболее сильно колеблется в притеррасном оз. Серебрянка Удельная и слабо — в прирусловом оз. Ореховское. В оз. Серебрянка Удельная изменяется состав доминантов растительности: в маловодные годы доминирует *Typha angustifolia* и гидатофиты, в многоводные — *Scirpus lacustris* и *Polygonum amphibium*. Из гидатофитов наиболее устойчивы к высокому затоплению *Potamogeton lucens* и *P. perfoliatus*.

В оз. Ореховское происходит изменение поясов по площади, но состав доминирующих видов в маловодные и многоводные периоды остается прежним: *Typha latifolia*, *Glyceria maxima*, *Stratiotes aloides* и *Potamogeton natans*. В оз. Юрмище в многоводные периоды возрастает площадь зарослей *Stratiotes aloides*, который быстро занимает местообитания изредившихся зарослей гелофитов.

За период с 1940 по 1979 г. на оз. Серебрянка Удельная полностью исчезли заросли *Nymphaea candida*, на оз. Ореховском *Nymphaea candida* и *Trapa natans* вышли из состава доминантов, но развились заросли *Typha angustifolia*, на оз. Юрмище заметные изменения в флористическом составе не произошли. Общей чертой динамики растительности рассмотренных озер является сокращение по площади, иногда очень значительное, сообществ гидатофитов в многоводные годы; флуктуирующее смещение поясов растительности к берегу в периоды высокой обводненности, а в засушливые периоды — и на обнажившиеся прибрежья и вновь образующиеся мелководья.

Разногодичные изменения растительности, приведенные для вышеуказанных трех озер, характерны для большинства пойменных озер заповедника.

Результаты наших наблюдений вполне согласуются с мнением Богдановской-Гиенэф (1950) и Маркова с соавторами (1955), которые писали, что форма и площади зарослей водной растительности могут сильно изменяться по годам в зависимости от высоты и длительности половодья, направления и скорости течений. О действии многоводных паводков, ведущих к омоложению пойменных озер, писал Д. А. Ласточкин (1945); Красовская (1959) также считает весенний паводок главным фактором, изменяющим степень зарастания озер.

Наши наблюдения позволяют считать, что на зарастание водоемов влияют не только высота и длительность половодья, но также и комплекс гидрологических и метеорологических факторов, в котором очень важную, если не решающую роль играет обводненность поймы в годы, предшествующие высокому половодью. При низкой обводненности поймы и обмелении водоемов на обсохших участках погибают от высыхания летом или вымерзания зимой многие водные растения. Они исключаются из травостоя еще до начала весеннего половодья. Полые воды размывают дно, выносят корневища ослабленных засухой или вмерзших в лед растений, не подвергшихся обсыханию, но произра-

стающих на мелководьях. Высокий уровень воды в озерах после половодья препятствует развитию погруженных растений на месте бывших мелководных участков и вызывает отмирание большинства гигрофитов на вновь залитых прибрежьях. Наиболее заметное разрушительное влияние на водную и прибрежно-водную растительность высокое половодье оказывает после периода низкой обводненности поймы. Весеннее половодье 1977 г., которое пришлось на начало подъема меженного уровня р. Хопер после ряда засушливых лет, оказало значительно более заметное влияние на зарастание водоемов, чем более высокое и длительное половодье 1979 г., имевшее место в период высокой обводненности поймы.

Таким образом, зарастание большинства пойменных водоемов при его несомненной направленности, представляет собой не плавный процесс, а имеет скачкообразный характер: увеличивается в засушливые годы и уменьшается, порой возвращается к состоянию предшествующих лет в многоводные периоды. Флуктуационные изменения растительности пойменных озер часто настолько велики, что они перекрывают по амплитуде сукцессионный процесс.

Флуктуирующий ход зарастания пойменных озер следует учитывать при стационарном изучении динамики растительности пойменных водоемов.

ЛИТЕРАТУРА

Бирюков В. И., *Ланьшин А. С.*, *Степин В. В.* Методика и опыт количественной оценки погодных и гидрологических явлений в Хоперском заповеднике за период 1939—1971 гг. — В кн.: Дубравы Хоперского заповедника. Т. 1. Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 1976, с. 31—55. — *Богдановская-Гиенэф И. Д.* Материалы к познанию озер поймы Волги в Саратовской области. — Тр. Лен. об-ва естествоисп., отд. бот., 1950, т. 70, № 3, с. 192—217. — *Красовская С. А.* Динамика зарастания водоемов поймы реки Хопра высшей водной растительностью. — Тр. Хопер. гос. заповед., т. 3. Воронеж, 1959, с. 217—267. — *Ласточкин Д. А.* Пути эволюции пойменных водоемов. — ДАН СССР, 1945, т. 49, № 3, с. 223—226. — *Марков М. В.*, *Беляева В. И.*, *Попова Н. К.* Растительность водоемов пойм рек Волги и Камы в пределах Татарской АССР. — Учен. зап. Каз. ун-та, Ботаника, 1955, т. 115, № 5, с. 111—152. — *Матвеев В. И.* Динамические тенденции растительности водоемов бассейна Средней Волги. — В кн.: Вопросы морфологии и динамики растительного покрова. — Учен. зап. Куйбышев. гос. пед. ин-та, 1971, № 85, с. 50—91.

Хоперский государственный заповедник. Получено 19 III 1985.

УДК 582.33 (47) Бот. журн., т. 71, № 5

А. Л. Жукова, О. В. Ребристая

К ФЛОРЕ ПЕЧЕНОЧНЫХ МХОВ РАЙОНА РЕКИ МАТЮЙЯХА (ПОЛУОСТРОВ ЯМАЛ)

A. L. ZHUKOVA, O. V. REBRISTAYA. TO THE LIVERWORT FLORA OF THE MATYUIYAKHA RIVER REGION (YAMAL PENINSULA)

Приводится список печеночных мхов (40 видов), собранных при геоботанических работах в центральной части п-ова Ямал, в среднем течении р. Матюйяха. Это первый перечень печеночных мхов для западно-сибирской Арктики. Проанализировано распределение видов по типам местообитаний, отмечены гемиэвритопные и стенотопные виды. Проведено сравнение состава печеночных мхов Матюйяха с таковым Тареи (Западный Таймыр) и Амгуэмы (Чукотский полуостров). Флора Матюйяха близка по числу видов к сравниваемым флорам, но наименее специфична как по родовому, так и по видовому составам.

Печеночные мхи играют в растительном покрове Крайнего Севера существенную роль, однако флора их в отдельных секторах Арктики изучена крайне недостаточно. Отсутствуют сведения о видовом составе печеночных мхов западно-сибирской Арктики, лишь отдельные находки получили отражение в сводке Р. Н. Шлякова «Печеночные мхи севера СССР» (1976—1982). В связи с этим мы сочли необходимым опубликовать список печеночных мхов, собран-

ных в августе 1983 г. О. В. Ребристой во время геоботанических работ при обследовании района р. Матюйяха на Ямале и выявленных А. Л. Жуковой при просмотре обширного гербария мхов и лишайников.

Район работ расположен в центральной части п-ова Ямал в среднем течении р. Матюйяха — левого притока р. Вэнуйеуо, в подзоне северных гипоарктических (типичных) тундр. Он представляет собой низкую (20—40 м над ур. м.) пологоувалистую равнину с многочисленными неглубокими, но обширными озерными депрессиями и слабо выработанными речными долинами. Почти повсеместно на поверхность выходят песчаные отложения, пронизанные мощной сетью полигонально-жильных льдов. Полигональная трещиноватость обусловливает специфику растительного покрова, и в первую очередь его комплексность.

Центральные части водоразделов заняты плоскополигонально-мочажинными болотными комплексами, очень широко распространенными в районе. Торфяные бугры (2)[1] высотой до 0.5 и 8—10 м в поперечнике, занимают 40—60 % площади. Они покрыты низкорослой *Betula nana*,[2] *Ledum decumbens* или *Rubus chamaemorus*, обилен здесь *Calamagrostis holmii*. В моховом покрове преобладают *Polytrichum juniperinum*, *Dicranum elongatum*, виды рода *Sphagnum*. Лишайников мало, в основном *Cladonia macroceras*, *C. coccifera*, *Ochrolechia frigida* и др. Мочажины (3) шириной до 1.5 м, расположенные вдоль трещин, заняты осоково- и пушицево-осоковыми гипновыми болотами из *Carex stans*, *Eriophorum russeolum*, *Drepanocladus fluitans*, *D. vernicosus*, *Calliergon sarmentosum*.

В краевых частях водораздельных увалов плоскополигональные болота сменяются полигонально-трещиноватыми болотно-тундровыми комплексами. На низких сухих песчаных полигонах (4) высотой до 0.2 и диаметром до 10 м, занимающих 70—80 % площади, господствуют кустарничково-ракомитриево-лишайниковые тундры с *Cassiope tetragona*, *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*, *Ledum decumbens*, *Carex arctisibirica*, *Racomitrium lanuginosum*, *Cetraria nivalis*, *Alectoria ochroleuca*, *Bryoria nitidula*, *Sphaerophorus globosus* и др. По узким (до 0.2 м) трещинам и неглубоким термокарстовым западинам (5) развиваются осоково- и пущицево-моховые сообщества из *Carex stans* или *Eriophorum polystachion*, в моховом покрове которых обычны *Oncophorus wahlenbergii*, *Polytrichum jensenii*, *Drepanocladus vernicosus*, среди лишайников преобладают *Cetraria delisei*, *C. andrejevii*, *Cladonia ecmocyna*, *C. amaurocraea*, обильны печеночные мхи.

На пологих, слегка вогнутых склонах водораздельных увалов (1) развиты ерниковые и ерниково-ивняковые моховые тундры с господством *Betula nana*, *Salix lanata*, *S. glauca* и плотным моховым покровом из *Hylocomium splendens* var. *alascanum*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum angustum*, *Drepanocladus uncinatus*, *Hypnum plicatum*, *Sphagnum fimbriatum*, *S. squarrosum* и печеночных мхов. Верховья речек и ручьев представляют собой нивальные кары (15) шириной 100—150 и длиной до 200 м, занятые моховыми ивняками из *Salix lanata*, чередующимися с разнотравно-ивняковыми моховыми тундрами с *Polygonum viviparum*, *Polemonium acutiflorum*, *Valeriana capitata*, *Tomenthypnum nitens*, *Hylocomium splendens* var. *alascanum* и др.

В плоских неглубоких озерных депрессиях широко распространены осоково-лишайниковые сообщества (7) из *Carex stans*, *Polytrichum alpestre*, *Dicranum angustum*, *Siphula ceratites*, *Cladina arbuscula*, *Cladonia crispata*, *Cetraria delisei*, чередующиеся с гомогенными осоково-гипновыми болотами из *Carex stans*, *C. rotundata*, видов родов *Drepanocladus* и *Calliergon*.

Речные долины неглубокие, слабо выработанные, с крутыми низкими бортами (5—7 м) и пологими днищами, где на поверхность выходят более тяжелые по механическому составу породы (от легких суглинков до глин). На крутых склонах коренных берегов (9) развиваются богатые по видовому составу разнотравно-кустарничковые сообщества с доминированием *Dryas punctata*, *Salix*

---

[1] В скобках указаны номера, под которыми эти типы местообитаний приведены в табл. 1.

[2] Латинские названия сосудистых растений даны по «Арктической флоре СССР», вып. 1—9, частично — по С. К. Черепанову (1981).

nummularia, *S. polaris*, *Oxytropis sordida*, *Myosotis asiatica*, *Tanacetum bipinnatum*, *Astragalus subpolaris*, *Festuca ovina*, *F. cryophila*. Мхи занимают менее 10 % площади, отдельными экземплярами, реже группами встречаются *Polytrichum juniperinum*, *Dicranella subulata*, *Ceratodon purpureus*.

Пологие днища долин заняты наиболее богатыми по составу цветковых бугорковыми разнотравно-кустарничково-моховыми тундрами (10) с *Dryas punctata*, *Salix polaris*, *Astragalus subpolaris*, *Valeriana capitata*, *Alopecurus alpinus*, *Carex arctisibirica*. Моховой покров мощный, хорошо развитый, преобладают *Tomenthypnum nitens*, *Hylocomium splendens*, *Aulacomnium turgidum*, в значительном обилии *Ptilidium ciliare*. Много листоватых лишайников: *Peltigera aphthosa*, *P. canina*, *Lobaria linita*. По понижениям с временными водотоками (11) распространены разнотравно-осоковые заболоченные сообщества из *Eriophorum polystachion*, *Carex stans*, *Nardosmia frigida*, *Polygonum viviparum*, *Poa arctica*, *Calamagrostis neglecta*, с редкими кустами *Salix lanata* и *S. glauca*. В моховом покрове преобладают *Aulacomnium palustre*, *Drepanocladus uncinatus*, *Calliergon stramineum*, *Brachythecium mildeanum*, виды родов *Bryum* и *Mnium*.

На прирусловых участках (14) встречаются злаковые или разнотравные луговые группировки с непостоянным составом трав, редкими пятнами мхов в сыроватых западинах (*Bryum* sp., *Polytrichum jensenii*, *Drepanocladus uncinatus*).

Террасы маленьких речек заболочены, на них развиты осоково-гипновые болота (12) с *Carex stans*, *Eriophorum russeolum*, *Pedicularis sudetica* subsp. *albolabiata*, *Saxifraga cernua* и др. Наиболее обильны *Drepanocladus badius*, *D. fluitans*, *Calliergon stramineum*, *C. sarmentosum*, *Paludella squarrosa*, *Cinclidium* sp. На небольших участках в присклоновых частях террас встречаются кочкарные осоково-сфагновые болота (13) с *Carex stans*, *C. rariflora*, *Saxifraga foliolosa*, *Polygonum viviparum*, *Betula nana* и *Salix polaris*, кочками из *Sphagnum fimbriatum*, *S. rubellum*, *Dicranum angustum*, *D. elongatum*, *Aulacomnium turgidum* и *A. palustre*, печеночных мхов. В понижениях между кочками моховая дернина состоит из *Drepanocladus revolvens*, *Calliergon stramineum*, *Sphagnum rubellum*.

В долинах речек и ручьев, особенно в их верховьях, в результате активных криогенных процессов образуются оползни и бугры пучения. На их обнаженной суглинистой поверхности развиты разнотравно-злаковые группировки с доминированием *Deschampsia glauca*, *Puccinellia sibirica*, *P. angustata*, *Ranunculus borealis*, *Taraxacum ceratophorum* и др. Мхи практически отсутствуют, изредка отмечен *Ceratodon purpureus*, печеночные мхи не найдены.

Пойма р. Матюйяха представляет собой чередование очень невысоких повышений и плоских понижений — заросших стариц — на заливаемой террасе. Прирусловая часть представляет собой песчаный аллювий, лишенный какой-либо растительности; по направлению к коренному берегу он зарастает злаками (*Poa alpigena*, *Festuca rubra*) с отдельными пятнами *Stereocaulon alpinum*. На повышениях террас развиты разнотравно-гимномитриево-лишайниковые тундры (19) с *Salix nummularia*, *Empetrum subholarcticum*, *Luzula confusa*, *Lagotis glauca* subsp. *minor*, *Armeria maritima*, *Racomitrium lanuginosum*, *Polytrichum juniperinum*, *Sphaerophorus globosus*, *Alectoria ochroleuca*, видами *Cladonia*.

В осоково-ивнячковых моховых понижениях террас (20) на месте стариц преобладают *Salix reptans*, *Carex stans*, *Calamagrostis neglecta*, *Tomenthypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum*, *A. palustre*, *Cetraria delisei*, *C. islandica*, *C. cucullata*, *Cladonia alascana*, *Peltigera aphthosa*, *P. scabrosa* и др.

Активная термоэрозия — вытаивание жильных льдов — приводит к образованию оврагов, особенно частых в верховьях речек и ручьев. Песчаные склоны оврагов (16) заняты разнотравными луговыми группировками с преобладанием *Ranunculus borealis*, *Oxyria digyna*, *Pachypleurum alpinum*, *Antennaria villifera* и другими видами, почти без мохового покрова. У подножия таких склонов (17) развиты нивальные разнотравные тундры с *Ranunculus pygmaeus*, *Carex tripartita*, *Saxifraga hyperborea*, мощным моховым покровом из *Dicranum elongatum*, *Polytrichum juniperinum* и обилием печеночных мхов.

По дну оврагов (18) вдоль постоянного или временного водотока распространены заросли *Arctophila fulva* или *Eriophorum scheuchzeri* со слабо развитым моховым покровом из *Calliergon stramineum* и *Drepanocladus fluitans*.

По краям речных долин и оврагов распространены большие участки эродированных песчаных бугров, почти полностью лишенные растительности (6). Изредка на них встречаются *Poa alpigena*, *Festuca rubra*, *Koeleria asiatica*, *Salix nummularia*, *Artemisia borealis*, *Tanacetum bipinnatum* и др. (табл. 1).

Наиболее благоприятными местообитаниями для печеночных мхов являются плоскополигонально-мочажинные болотные комплексы и полигонально-трещиноватые болотно-тундровые комплексы, особенно мочажины, трещины и западины, где отмечено более $^1/_3$ всех видов (16). В значительном разнообразии и обилии встречаются печеночные мхи в ерниковых и ивняковых моховых тундрах на склонах водораздельных увалов (11 видов), в разнотравно-кустарничковых моховых тундрах на пологих днищах речных долин, в осоково-сфагновых кочкарных болотах, в нивальных карах, занятых моховыми ивняками, и у подножия овражных склонов в разнотравно-моховых нивальных тундрах (по 11 видов). Бедны печеночными мхами песчаные склоны оврагов, прирусловые валы и аллювиальная терраса р. Матюйяха, эродированные песчаные бугры (3—6 видов), на них обильно разрастаются лишь виды рода *Gymnomitrion*. По одному виду найдено в разнотравно-кустарничковых тундрах на крутых сухих склонах, в обводненных группировках днищ оврагов; не были встречены печеночные мхи на суглинистых оползнях и суглинистых буграх пучения.

Самым распространенным и обильным видом в районе является *Ptilidium ciliare*, отмеченный в большинстве местообитаний; он образует чистые дерновинки, нередок и в смеси с мхами, особенно в моховых ивняках и ивняковых и кустарничковых моховых тундрах. Довольно часто встречаются *Sphenolobus minutus*, *Blepharostoma trichophyllum* var. *brevirete*, *Orthocaulis binsteadii*, *O. kunzeanus*. В различных типах кустарниковых (ерниковых, ивняковых) и кустарничковых (ивнячковых и дриадовых) тундр с хорошо развитым моховым покровом постоянно отмечается *Tritomaria quinquedentata*. Все эти виды, за исключением *Blepharostoma trichophyllum* var. *brevirete*, нередко образуют значительные скопления.

К стенотопным видам, отмеченным в одном-двух типах местообитаний, относятся *Pleuroclada albescens*, *Lophachaete fryei*, *Chiloscyphus pallescens*, *Leiocolea heterocolpa*, *Lophozia opacifolia*, *Orthocaulis attenuatus*, *O. quadrilobus*, *Sphenolobus saxicolus*, *Tritomaria heterophylla*, *Cephaloziella rubella*, *Arnellia fennica*, *Scapania brevicaulis*.

Большинство печеночных мхов в районе Матюйяха растет в смеси с зелеными мхами, сфагнами, лишайниками. В более влажных местообитаниях среди сфагнов и видов родов *Dicranum*, *Hylocomium* они достигают 1—3 см длины, тогда как на голых пятнах на почве нередко образуют корочку 1—5 мм толщиной из смеси нескольких (до 5—7) видов.

Основная масса печеночных мхов собрана в стерильном состоянии, шесть видов неоднократно встречены с выводковыми почками: *Lophozia alpestris*, *L. wenzelii*, *L. ventricosa*, *Orthocaulis binsteadii*, *Scapania brevicaulis*, *Tritomaria quinquedentata*. Два вида отмечены с периантиями: *Gymnocolea inflata*, *Lophozia alpestris*.

Список печеночных мхов района Матюйяха содержит 43 вида и разновидности, относящихся к 2 порядкам, 14 семействам и 23 родам, согласно системе K. Müller (1951). Наиболее богато по числу видов сем. *Lophoziaceae*: 8 родов, 17 видов; сем. *Scapaniaceae* содержит 1 род, 5 видов; сем. *Cephaloziellaceae* — 1 род, 3 вида. Три семейства представлены 2 родами и 2 видами, одно семейство — 1 родом и 2 видами, 7 семейств — 1 родом и 1 видом. Почти все виды встречены в своей типовой форме. Один вид представлен двумя подвидами: *Solenostoma pumilum* subsp. *pumilum* и subsp. *polare*, два вида — двумя разновидностями: *Gymnomitrion concinnatum* var. *concinnatum* и var. *intermedium* Limpr., *Lophozia alpestris* var. *alpestris* и var. *polaris* Schust, один вид только нетиповой разновидностью — *Blepharostoma trichophyllum* var. *brevirete*.

Набор ведущих семейств типичен для флор печеночных мхов Арктики.

ТАБЛИЦА 1

Распределение печеночных мхов по типам местообитаний

Виды	Типы местообитаний: водораздельные увалы — ерниковые и ерниково-ивняковые моховые тундры на пологих склонах увалов	водораздельные увалы — плоскополигонально-мочажинные болотные комплексы на плато увалов — торфяные бугры	водораздельные увалы — плоскополигонально-мочажинные болотные комплексы на плато увалов — мочажины	водораздельные увалы — полигонально-трещиноватые болотно-тундровые комплексы в краевых частях увалов — полигоны	водораздельные увалы — полигонально-трещиноватые болотно-тундровые комплексы в краевых частях увалов — трещины и западины	водораздельные увалы — эродированные песчаные бугры	озерные депрессии — осоково-лишайниковые тундры на осушенных минеральных участках	озерные депрессии — гомогенные осоковые болота в понижениях	долины малых речек — разнотравно-кустарничковые тундры на крутых коренных берегах	долины малых речек — пологие днища долин с выходами суглинистых отложений — разнотравно-кустарничково-моховые тундры на выровненных участках	долины малых речек — пологие днища долин с выходами суглинистых отложений — разнотравно-осоковые тундры в понижениях	долины малых речек — заболоченные террасы — осоково-гипновые болота	долины малых речек — заболоченные террасы — кочкарные осоково-сфагновые болота	долины малых речек — прирусловый вал	долины малых речек — нивальный кар в верховьях речек	песчаные овраги — склоны	песчаные овраги — нивальные подножия склонов	песчаные овраги — обводненные днища	пойма р. Матюйяха — разнотравно-гимномитриево-лишайниковые тундры на террасных повышениях	пойма р. Матюйяха — осоково-моховые понижения-старицы на террасах
№ местообитания	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Aneura pinguis (L.) Dum.	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+
Marchantia polymorpha L.	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·
Anthelia juratzkana (Limpr.) Trevis.	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	+	·
Pleuroclada albescens (Hook.) Spruce	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	+	·	·	·
Blepharostoma trichophyllum (L.) Dum. var. *brevirete* Bryhn et Kaal.	+	+	+	+	+	·	+	·	·	+	·	·	+	·	·	·	+	·	·	+
Lophachaete fryei (Perss.) Schust.		·	·	·	·	·	·	·		·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·
Chiloscyphus pallescens (Ehrh.) Dum.		·	·	·	·	·	·	·		·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·

Barbilophozia barbata (Schmid.) Loeske	+	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	+	·	·	·	·	·
B. hatcheri (Evans) Steph.	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	+	+	·	·	·
Chandonanthus setiformis (Ehrh.) Mitt.	·	·	·	·	+	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
Gymnocolea inflata (Huds.) Dum.	·	·	+	·	+	·	·	+	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·
Leiocolea heterocolpa (Thed.) Buch	·	·	·	+	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
Lophozia alpestris (Schleich.) Evans	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	+	·	·	·	+
L. opacifolia Culmann	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·
L. ventricosa (Dicks.) Dum.	+	+	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·
L. wenzelii (Nees) Steph.	+	+	+	·	·	·	·	·	·	+	·	·	+	·	+	·	+	·	·	·
Orthocaulis attenuatus (Mart.) Buch	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
O. binsteadii (Kaal.) Buch	+	+	+	+	+	·	+	·	·	+	·	·	+	·	+	·	·	·	·	·
O. kunzeanus (Hüben.) Buch	+	+	+	·	+	·	·	+	·	+	·	+	·	·	+	·	+	·	·	·
O. quadrilobus (Lindb.) Buch	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	+
Sphenolobus minutus (Cranz) Steph.	+	+	+	·	+	+	+	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	+	+
S. saxicolus K. Müll.	·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
Tritomaria heterophylla Schust.	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
T. quinquedentata (Huds.) Buch	+	+	·	·	·	+	·	·	·	+	+	·	+	·	+	·	+	·	·	·
Ptilidium ciliare (L.) Hampe	+	+	+	·	+	+	+	·	·	+	+	·	+	·	+	·	·	·	+	+
Cephalozia bicuspidata (L.) Dum.	·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·
Cladopodiella fluitans (Nees) Dum.	·	·	·	·	+	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
Cephaloziella arctica Bryhn et Douin	·	·	+	·	+	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	+	·	·	·
C. rubella Warnst.	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
C. subdentata Warnst.	+	+	·	·	·	·	·	·	·	+	+	·	·	·	+	·	·	·	·	·
Gymnomitrion concinnatum Corda	·	·	·	+	·	+	·	·	+	·	·	·	·	·	·	+	+	·	+	·
G. corallioides Nees	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·
Arnellia fennica (Gottsche) Lindb.	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	·
Odontoschisma elongatum (Lindb.) Evans	·	·	+	·	+	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·
Solenostoma pumilum (With.) K. Müll.	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	+	+	·	+	·	·	·
Scapania brevicaulis Tayl.	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·
S. irrigua (Nees) Dum.	+	·	+	·	+	·	·	+	·	·	+	+	+	·	+	·	·	·	·	·
S. cuspiduligera (Nees) K. Müll.	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	+	·	·	·	·	·	·
S. paludicola Loeske et Müll.	·	·	+	·	·	·	·	+	·	·	·	+	+	·	·	·	·	·	·	·
S. parviflora Warnst.	·	+	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
Всего видов	11	12	11	4	16	5	6	4	1	11	8	5	11	3	11	3	11	1	6	6

Примечание. Знак «плюс» означает присутствие вида, точка — вид не найден.

Печеночные мхи района Матюйяха представлены в основном видами, широко распространенными на Севере, особенно в арктических районах Сибири и Чукотки. Мы провели сравнение флоры Матюйяха с флорами печеночных мхов Тареи (Таймыр) (Жукова, 1973; Благодатских, Дуда, 1982) и среднего течения р. Амгуэмы (Чукотка) (Жукова, Катенин, 1975), расположенными в пределах той же подзоны северных гипоарктических тундр (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Сравнение флоры Матюйяха с флорами других районов Севера

Пункт	Число					
	родов	видов	общих с Матюйяха		специфичных	
			родов	видов	родов	видов
Матюйяха (Ямал)	23	40	—	—	1	11
Тарея (Таймыр)	25	56	15	22	3	27
Амгуэма (Чукотка)	24	41	15	21	6	13

Сводный список трех флор печеночных мхов насчитывает 86 видов. Флоры Матюйяха, Тареи и Амгуэмы составляют соответственно 46, 65 и 48 % от общего числа. Несколько видов во флоре Матюйяха не удалось идентифицировать (*Lophozia* sp. sp., *Scapania* sp.), так что число видов можно считать несколько заниженным.

Общими для всех трех флор являются все 14 семейств, 12 родов и лишь 14 видов. Два рода — *Chiloscyphus* и *Odontoschisma* — представлены во флоре Матюйяха иными видами. Коэффициент сходства видового состава флор Матюйяха с флорой Тареи (по Сёренсену) составляет 46, с флорой Амгуэмы — 52 %. Специфическими для флоры Матюйяха являются 1 род *Pleuroclada* и 11 видов: *Pleuroclada albescens*, *Chiloscyphus pallescens*, *Barbilophozia hatcheri*, *Orthocaulis attenuatus*, *Lophozia opacifolia*, *Cephaloziella rubella*, *Gymnomitrion concinnatum*, *Odontoschisma elongatum*, *Sphenolobus saxicolus*, *Scapania cuspiduligera*, *S. brevicaulis*. Из них наиболее интересно нахождение на Ямале аркто-альпийского вида *Pleuroclada albescens* и бореальных — *Orthocaulis attenuatus* и *Cephaloziella rubella* — это самые северные из известных местонахождений этих видов, ранее они были найдены в горах Путораны. Остальные 8 видов распространены дизъюнктивно по всей Арктике, отсутствие их в сравниваемых флорах, возможно, случайно.

Во флоре Тареи отмечены 3 специфических рода: *Sauteria* (*S. alpina*), *Mesoptichia* (*M. sahlbergii*), *Peltolepis* (*P. grandis*) и 27 видов; во флоре Амгуэмы — 6 специфических родов: *Calypogeia* (*C. trichomantis*), *Obtusifolium* (*O. obtusum*), *Diplophyllum* (*D. obtusifolium*, *D. taxifolium*), *Marsupella* (*M. aquatica*), *Jungermannia* (*J. caespitica*), *Radula* (*R. prolifera*) и 13 видов.

Несмотря на значительное богатство видового состава печеночников во флоре Тареи, родовая специфичность ее невелика; наиболее своеобразна флора Амгуэмы, что находит аналогию в составе высших сосудистых растений конкретных флор Чукотки. Флора печеночных мхов Матюйяха представлена в основном видами, широко распространенными на севере Евразии, специфических родов и видов в ее составе мало. Вместе с тем необходимо отметить, что если на Ямале флоры высших сосудистых растений значительно беднее флор из других районов Арктики,[3] то флора печеночных мхов лишь немного уступает по числу видов флорам печеночных мхов севера Сибири и Чукотки.

ЛИТЕРАТУРА

Арктическая флора СССР. Вып. 1—9. М.; Л.: Изд-во АН СССР, Наука, 1960—1984. — *Благодатских Л. С.*, *Дуда И.* Дополнение к флоре печеночных мхов Таймыра. — Нов. сист. низш. раст., 1982, т. 20, с. 199—200. — *Жукова А. Л.* Видовой состав и распределение пече-

[3] Конкретная флора высших сосудистых растений Матюйяха насчитывает 141 вид (сборы О. В. Ребристой), Тареи — 241 вид (Полозова, Тихомиров, 1971), Амгуэмы — свыше 250 видов (Катенин, 1974).

ночных мхов в растительных сообществах Таймырского стационара. — В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Вып. 2. Л.: Наука, 1973, с. 120—127. — *Жукова А. Л., Катенин А. Е.* К флоре печеночных мхов Чукотского полуострова. — Бот. журн., 1975, т. 60, № 9, с. 1319—1325. — *Катенин А. Е.* Геоботанические исследования на Чукотке. I. Растительность среднего течения реки Амгуэмы. — Бот. журн., 1974, т. 59, № 11, с. 1588—1594. — *Полозова Т. Г., Тихомиров Б. А.* Сосудистые растения района Таймырского стационара. — В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Вып. 1. Л.: Наука, 1971, с. 161—184. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Шляков Р. Н.* Печеночные мхи севера СССР. Вып. 1—5. Л.: Наука, 1976—1982. — *Müller K.* Die Lebermoose Europas (*Musci hepatici*). Lf. 2. — In: Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz. Bd 6. Leipzig, 1951, S. 161—320.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 4 II 1985.

УДК 581.526.534 (479.24) Бот. журн., т. 71, № 5.

Р. К. Меликов

КОЛЕБАНИЯ ВЕСА ОБЩЕЙ ФИТОМАССЫ В НЕКОТОРЫХ ПУСТЫННЫХ ФИТОЦЕНОЗАХ ШИРВАНСКОЙ НАКЛОННОЙ РАВНИНЫ

R. K. MELIKOV. FLUCTUATION OF TOTAL PHYTOMASS IN SOME DESERT PHYTOCOENOSES OF SHIRVAN SLOPING PLAIN

Четырехлетние наблюдения за колебанием веса общей фитомассы и характером ее сезонной динамики в зависимости от метеорологических условий в пустынных сообществах Ширванской наклонной равнины показали, что ведущим фактором, влияющим на общую фитомассу фитоценозов, является влажность. Особенно сильное влияние на продуктивность растительного покрова оказывают условия увлажненности в начале вегетации, т. е. в осенний и ранневесенний периоды.

В Азербайджане пустынная растительность занимает значительные площади и имеет большое народнохозяйственное значение. Хотя морфология, биология и экология изучены хорошо, влияние метеорологических условий на развитие надземных масс растений и растительных сообществ освещено слабо.

Мы поставили цель изучить колебания веса общей фитомассы в некоторых наиболее характерных для исследуемого региона фитоценозах. Полевые исследования проводили на Ширванской наклонной равнине, на территории Керарского зимнего пастбищного стационара Института ботаники АН АзССР, расположенного в центральной части Ширванской наклонной равнины (Кюрдамирский административный район), в период 1977—1981 гг.

При определении надземной массы, ее динамики и продукции фитоценозов мы руководствовались методами, предложенными Л. Е. Родиным с соавторами (1968).

Изучение подземной массы проводили по методу М. С. Шалыта (1960). Монолиты имели размеры 25×25 см. Образцы почвы с корнями брали до глубины 50 см. Монолиты делили послойно по 5 см и промывали с помощью серии сит с последовательно уменьшающимся диаметром ячеек до 0.25 мм. Все образцы взвешивали в воздушно-сухом состоянии. Для каждого фитоценоза вес подземной массы определяли в трехкратной повторности. Образцы корней доводили до воздушно-сухого состояния, взвешивали и полученные данные пересчитывали на 1 га.

В настоящем сообщении представлен материал по трем фитоценозам: эфемеровым (Ephemeretum), полынно-эфемеровым (Artemisieto-Ephemeretum) и карганно-полынно-эфемеровым (Salsoleto-dendroides-Artemisieto-Ephemeretum).

Пустыни Ширванской наклонной равнины находятся в зоне Кура-Араксинской низменности и занимают довольно обширную равнинную территорию. Климат теплый, с сухим жарким летом. Среднее количество осадков составляет 341 мм. Почвы сероземные, преимущественно слабозасоленные, местами светлолуговые, карбонатные.

Основу растительного покрова Ширвани составляют полукустарничковые полынные и полынно-солянковые фитоценозы. Эдификатором группировок чисто полынной растительности, широко распространенной на равнине, являются *Artemisia fragrans* Willd. из секции *Seriphidium*, а в полынно-солянковой растительности — *A. fragrans*, *Salsola dendroides* Pall., *S. ericoides* Bieb.

Среди эфемеров наиболее характерны *Avena clauda* Durieu, *Aegilops cylindrica* Host, *Bromus japonicus* Thunb., *Lolium rigidum* Gaudin, *Eremopyrum orientale* (L.) Jaub. et Spach, *Anisantha rubens* (L.) Nevski, *Erodium cicutarium* (L.) L'Hér., из эфемероидов—*Poa bulbosa* L., *Allium rubellum* Bieb., *Gagea commutata* C. Koch. Остальные эфемерные растения представлены не очень обильно.

Нужно отметить, что в эфемеровом фитоценозе и эфемеровых синузиях других фитоценозов в роли доминанта в большинстве случаев выступают злаки *Anisantha rubens*, *Avena pilosa* и *Aegilops cylindrica*, которые составляют основную надземную массу. Однако в зависимости от изменения погодных условий в периоды активной вегетации растений (осенью предыдущего и весной последующего годов) в них ежегодно меняются доминанты (Меликов, 1979).

Ввиду того, что развитие эфемеров и эфемероидов начинается в осенний период, материал в данном случае анализируется согласно вегетационному (с сентября по август), а не календарному году.

Колебания веса фитомассы в некоторых пустынных фитоценозах
Ширванской наклонной равнины

Вегетационные годы	Осадки, мм	Воздушно-сухая масса, ц/га								
		фитоценозы								
		эфемеровый			полынно-эфемеровый			карганно-полынно-эфемеровый		
		Н	П	О	Н	П	О	Н	П	О
1977/78	391.3	16.4	80.6	97.0	16.3	92.4	108.7	18.6	93.4	112.0
1978/79	269.4	8.3	63.8	72.1	7.4	78.6	86.0	6.9	89.7	96.6
1979/80	351.7	23.3	82.1	105.4	16.1	90.3	106.4	22.9	99.2	122.1
1980/81	400.8	8.9	83.2	92.1	7.1	90.2	97.3	7.7	97.5	105.2

Примечание. Н — надземная масса, П — подземная масса, О — общая.

Как известно, для развития растительности и для урожая решающее значение имеет распределение осадков по сезонам года и по месяцам, а не их общее количество за год (см. таблицу). С этой точки зрения, вегетационный 1978/79 год отличался неблагоприятными условиями. Надземная масса в трех фитоценозах оказалась низкой (от 6.9 до 8.3 ц/га). Таблица показывает, что общее количество атмосферных осадков за год было меньше среднего многолетнего — 269.4 мм (в осенний период 68.9, в зимний — 87.6, в весенний — 76.5, в летний — 36.4 мм). Меньшее по сравнению с нормой количество осадков в осенне-зимний период сказалось на растительности, задержав развитие растений до конца марта—начала апреля. Растения выглядели очень угнетенными, значительную часть травостоя составляли полыни и солянки, злаки и разнотравье были развиты плохо.

Вегетационный 1980/81 год по количеству атмосферных осадков превосходил многолетнюю норму — 400.8 мм (в осенний период 66.6, в зимний — 38.0, в весенний — 167.8, в летний — 128.4 мм). Однако количество осадков в осенне-зимний период оказалось недостаточным, что приостановило развитие растений до начала весны. Надземная масса в этом году в трех фитоценозах была низкой (от 7.1 до 8.9 ц/га).

Вегетационные годы 1977/78 и 1979/80 характеризовались исключительно благоприятными условиями. Сумма осадков за год составила 391.3 и 351.7 мм соответственно (в осенние периоды 127.6 и 108.9, в зимние — 88.6 и 88.4, в весенние — 114.9 и 105.5, в летние — 60.2 и 48.9 мм). В эти годы отмечалась ранняя вегетация и всходы эфемеров появились в осенне-зимний период, чему предшествовали значительное выпадение осадков в осенне-зимние периоды и установившаяся в ноябре среднемесячная температура свыше 8°, при которой начинается прорастание семян ранневесенних эфемеров и эфемероидов. Вес надземной массы повысился почти вдвое (16.1—23.3 ц/га). Выпавшие весной осадки способствовали увеличению массы травостоя.

Таким образом, в условиях Ширванской равнины отмечается колебание по годам веса надземной массы, обусловленное количеством осадков и их распределением по сезонам. В Ширвани осадки обильны только весной, а в течение всего лета они незначительны.

Как видно из приведенных в таблице данных, в зависимости от метеорологических условий года вес надземной фитомассы в фитоценозах колеблется довольно широко, увеличиваясь или уменьшаясь иногда в 2—3 раза. Изменение метеорологических условий особенно резко сказывается на эфемеровых фитоценозах или эфемеровых синузиях других фитоценозов. При этом сильно изменяются числа как самих видов, так и их особей, что в конечном счете отражается на урожайности надземной массы (Меликов, 1979). Конечно, наряду с метеорологическими условиями большую роль играют и биологические особенности самих видов, обусловливающие определенную ритмику их развития.

Колебания веса фитомассы имеют место и в подземной части фитоценозов. Из таблицы видно, что в зависимости от метеорологических условий года подземная масса в фитоценозах накапливается в разном объеме. В засушливые годы подземная фитомасса составляет 63.8—89.7, а во влажные годы — 80.6—99.2 ц/га.

Общий вес фитомассы также колеблется по годам, в засушливые годы он был ниже, чем во влажные годы (соответственно 79.1—96.6 и 92.1—122.1 ц/га). Уменьшение общей фитомассы происходит в основном за счет надземной.

Таким образом, продуктивность общей фитомассы пустынных фитоценозов сильно зависит от метеорологических условий.

Ведущим фактором, влияющим на колебания веса общей фитомассы фитоценозов, является влажность. Особенно сильное влияние на продуктивность фитомассы фитоценозов оказывают условия увлажненности в начале вегетации эфемеров и эфемероидов, т. е. в осенний и ранневесенний периоды.

В условиях пустыни Ширванской равнины отмечается периодическая смена лет с высокими и низкими показателями надземной массы (с колебаниями от 6.9 ц/га в засушливые годы и до 23.3 ц/га во влажные). Во влажные годы во всех фитоценозах образуется довольно густой и высокий травостой, пригодный для сенокошения.

Метеорологические факторы в значительно большей степени влияют на изменение надземной массы фитоценозов, чем подземной.

ЛИТЕРАТУРА

Меликов Р. К. Флуктуации видового состава и общей фитомассы некоторых полупустынных фитоценозов зимних пастбищ Ширвани, пути их рационального использования и улучшения: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Баку, 1979. 30 с.— *Родин Л. Е., Ремезов Н. П., Базилевич Н. И.* Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. Л.: Наука, 1968, с. 15—18. — *Шалыт М. С.* Методика изучения морфологии и экологии подземной части отдельных растений и растительных сообществ. — В кн.: Полевая геоботаника. Т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960, с. 369—434.

Институт ботаники им. В. Л. Комарова АН АзССР,
Баку.

Получено 1 IV 1985.

УДК 581.9 (571.6) Бот. журн., т. 71, № 5

Б. И. Сёмкин, Л. М. Борзова

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СПИСКОВ ВИДОВ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ОСТРОВОВ ДАЛЬНЕВОСТОЧНОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО МОРСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

B. I. SYOMKIN, L. M. BORZOVA. A COMPARATIVE ANALYSIS OF THE LISTS OF VASCULAR PLANT SPECIES FROM ISLANDS FAR-EASTERN STATE MARINE RESERVE

С использованием мер включения произведен сравнительный анализ флор островов Дальневосточного государственного морского заповедника, а также установлены связи этих флор с сопредельными материковыми флорами. Показано, что индексы типа Престона и Маунтфорта не применимы в сравнительной флористике.

Основная флора Дальневосточного государственного морского заповедника (ДВГМЗ) слагается из флор девяти островов: шести из архипелага Римского-Корсакова: Большой Пелис (1), Стенина (2), Матвеева (3), Дурново (4), Гильдебранта (5), Де-Ливрона (6) и отдельных островов: Фуругельма (7), Веры (8) и Фальшивого (9). Эти острова находятся в восточном (50—70 км от г. Владивостока) и южном (100—120 км от г. Владивостока) участках ДВГМЗ (рис. 1), расположенного в Японском море в заливе Петра Великого (Чугунов, 1979, 1981). Находясь в зоне мелководного шельфа (около них проходит изобата глубин 50 м, см. рис. 1), острова неоднократно соединялись с материком (Марков, 1983). Указанные процессы обусловили большую схожесть растительного покрова островов и материковой части, прилежащей к заливу Петра Великого. В последний раз острова отделились от материка в начале голоцена (Велижанин, 1976; Куренцова, Борзова, 1979; Борзова и др., 1981). В это время и стабилизировался состав флор и сообществ островов (Куренцова, Борзова, 1979). Острова имеют специфический суровый климат: среднемесячная температура (кроме августа) значительно ниже таковой для данной широты, средняя годовая температура более чем в 2 раза меньше средней по широте; сильные, почти постоянные ветры; повышенная влажность воздуха; туманы (Ластовецкий, Якунин, 1981). Эти особенности обусловили ряд отличительных черт в растительном покрове островов. Так, следует отметить как «островной эффект», связанный с суровыми климатическими условиями, заход хвойно-широколиственных лесов по островам на юг гораздо дальше, чем на материке (Селедец, 1981). Отмечено также, что на островах растения произрастают в таких условиях, которые не свойственны им на материке (Куренцова, 1968, 1973; Куренцова, Борзова, 1979). Для многих деревьев характерны многоствольность (от корня отходят 6—8 стволов) и низкорослость (8—10 м), образование плотных стелящихся зарослей (Куренцова, 1978; Куренцова, Борзова, 1979). Растительность на малых островах часто представлена в виде «миниатюрных сообществ» (Кудрявцева, Созинов, 1978). Ряд древесных растений не плодоносит в течение продолжительного времени.

На многих островах, обследованных нами, сохранились еще остатки хвойных пород: *Abies holophylla* Maxim., *Pinus* × *funebris* Kom., *Taxus cuspidata* Siebold et Zucc. ex Endl. По-видимому, малые острова (о. Матвеева, Гильдебранта и Дурново) испытали наименьшее антропогенное воздействие в силу того, что они достаточно далеко удалены от побережья и не имели поселений из-за малой площади. В качестве подтверждения этого следует отметить, например, нахождение на о. Матвеева дерева тисса очень больших размеров (2.1 м по периметру ствола на уровне груди). По флористическому районированию (Тахтаджян, 1978) флора островов ДВГМЗ относится к Маньчжурской провинции Восточноазиатской области Голарктического царства. Здесь встречены типичные для этой провинции виды (Горовой, Бойко, 1981; Куренцова, 1981; Селедец, Пробатова, 1981): *Schisandra chinensis*, *Juglans mandshurica*, *Quercus mongolica*, *Actinidia kolomikta*, *Tilia mandshurica*, *Phellodendron amurense*, *Acanthopanax senticosus*, *Vitis amurensis*, *Fraxinus mandshurica*, *Abies*

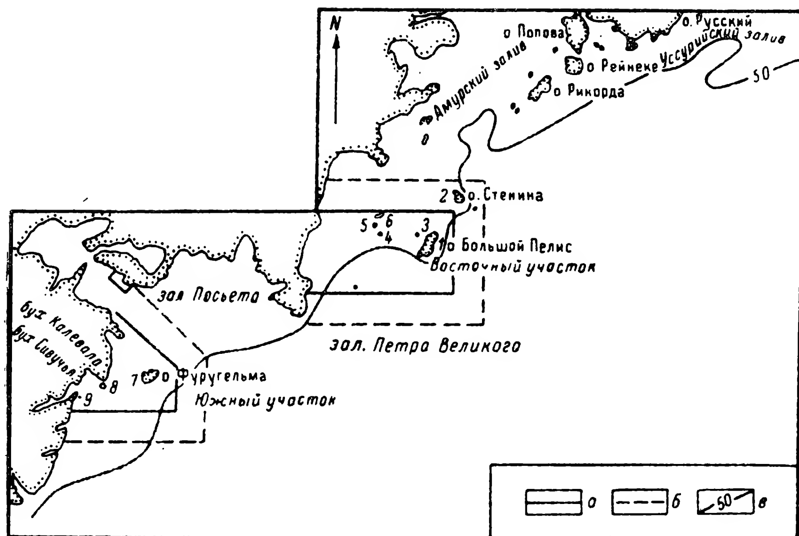


Рис. 1. Карта-схема расположения островов ДВГМЗ (по: Климова, 1984).

а — граница заповедника, *б* — граница охранной зоны, *в* — изобата глубин 50 м. Острова: *1* — Большой Пелис, *2* — Стенина, *3* — Матвеева, *4* — Дурново, *5* — Гильдебранта, *6* — Де-Ливрона, *7* — Фуругельма, *8* — Веры, *9* — Фальшивый.

holophylla, *Eranthis stellata*, *Delphinium maackianum*, *Aconitum alboviolaceum*, *A. kirinense*, *A. tokii*, *Ranunculus ussuriensis*, *Clematis manschurica*, *Thalictrum filamentosum*, *Jeffersonia dubia*, *Hylomecon vernalis*, *Corydalis fumariifolia*, *C. repens*, *Betula schmidtii*, *Viola mandshurica*, *Salix kangensis*, *Actinidia giraldii*, *Tilia amurensis*, *Securinega suffruticosa*, *Euphorbia komaroviana*, *Euphorbia lucorum*, *E. savaryi*, *Philadelphus tenuifolius*, *Deutzia glabrata*, *D. parviflora*, *Ribes mandshuricum*, *R. komarovii*, *Astilbe chinensis* (по Тахтаджяну — *A. chinensis* subsp. *chinensis*), *Saxifraga manchuriensis*, *Pyrus ussuriensis* (по Тахтаджяну — *Pyrus ussuriensis* subsp. *ussuriensis*), *Crataegus pinnatifida*, *Rosa maximowicziana*, *Acer pseudosieboldianum*, *A. tegmentosum*, *Geranium maximowiczii*, *Acanthopanax sessiliflorus*, *Euonymus pauciflora*, *E. maximowicziana*, *E. maackii*, *Vitis amurensis*, *Fraxinus rhynchophylla*, *Syringa amurensis*, *Abelia coreana*, *Lonicera ruprechtiana*, *Scabiosa lachnophylla*, *Phlomis maximowiczii*, *Thymus komarovii*, *Heteropappus hispidus* (по Тахтаджяну — *H. villosus*), *Cacalia kitamurae* (по Тахтаджяну — *C. komaroviana*), *Lilium distichum*, *L. cernuum*, *Fritillaria ussuriensis*, *Neomolinia mandshurica*, *Carpinus cordata*, *Juglans mandshurica*, *Acer ginnala*, *Kalopanax septemlobus*, *Aralia elata*, *Maackia amurensis*, *Eremogone juncea*, *Veronica dahurica*, *Allium senescens*, *Spodiopogon sibiricus*, *Arundinella hirta*, *Lonicera chrysantha*.

Для территории Южного Приморья более дробное районирование не проводили. По «Флоре СССР» (1934) острова ДВГМЗ входят в Уссурийский флористический район. С Японо-Корейской провинцией указанный район имеет очень мало сходных черт, за исключением присутствия ряда видов родов *Abelia*, *Euonymus*, *Rhamnus*, *Vitis*, *Lonicera*, *Cynanchum*, *Gentiana*, *Lilium* и вида *Heracleum moellendorfii* из сем. *Apiaceae*.

Как было отмечено выше, в результате неоднократного полного осушения залива Петра Великого флоры островов должны иметь тесные связи между собой и с флорами сопредельных прибрежных материковых территорий. В данной статье мы сделали попытку количественно оценить эти связи.

Сравнительный анализ флор девяти указанных островов ДВГМЗ первоначально был проведен (Борзова и др., 1981) с целью выбора эталонного острова, флора которого достаточно близко характеризовала бы флору всей совокупности островов. Однако при этом использовался заведомо неполный список растений (всего 500 видов), поэтому мы получили только предварительные результаты, на основе которых было высказано предположение о возможности

выбора о. Большой Пелис в качестве эталона для изучения развития островных флор в голоцене.

С появлением в литературе дополнительных данных по флорам островов ДВГМЗ (Куренцова, 1981; Горовой, Бойко, 1981; Селедец, 1981; Селедец, Пробатова, 1981) и личных сборов авторов список видов сосудистых растений увеличился.[1] Названия видов растений, взятых из различных литературных источников, приведены к единой системе на основе сводки С. К. Черепанова (1981). При этом были опущены синонимы, изменены названия некоторых видов и внесены необходимые исправления. Проделанная работа позволила уточнить число видов как на каждом острове, так и в целом на островах ДВГМЗ. Всего список составил 703 вида сосудистых растений, относящихся к 95 семействам и 352 родам. Список публикуется отдельно в виде препринта.

ТАБЛИЦА 1

Число видов и площадь островов ДВГМЗ

Название острова	Площадь острова, га	Число видов
Большой Пелис	314	498
Стенина	143	290
Матвеева	49	218
Дурново	17	143
Гильдебранта	8	101
Де-Ливрона	38	181
Фуругельма	229	498
Веры	3	51
Фальшивый	16	124

Площади островов и число видов на них существенно различны (табл. 1). В таких случаях при сравнении флор и фаун обычно используются индексы сходства Престона и Маунтфорта (Preston, 1962; Mountford, 1962; Шмидт, 1974; Малышев, 1980; Песенко, 1982) или меры включения (Юрцев, 1978; Юрцев, Сёмкин, 1980). Индексы Престона и Маунтфорта имеют ряд недостатков и в последнее время не рекомендуются для сравнения списков видов (Bullok, 1971а, б; Юрцев, Сёмкин, 1980; Песенко, 1982). Можно показать, что при выводе формул указанных индексов допущены такие предположения, которые редко выполняются в практике сравнения списков.

Рассмотрим подробно, например, индекс Престона. Он выводится на основе уравнения Аррениуса

$$S = kA^z,$$

где S — число видов, A — площадь, k и z — константы. Пусть первая, вторая флоры и их объединение удовлетворяют уравнению Аррениуса и имеют соответственно следующие показатели

$$(S_1,\ A_1,\ k_1,\ z_1),\ (S_2,\ A_2,\ k_2,\ z_2)\ \text{и}\ (S_1+S_2-S_{12},\ A_1+A_2,\ k_{12},\ z_{12});$$

S_{12} — число общих видов в списках 1 и 2.

Тогда можно записать следующие соотношения между указанными показателями

$$A_1 = (S_1/k_1)^{1/z_1},\quad A_2 = (S_2/k_2)^{1/z_2},\quad A_1 + A_2 = [(S_1 + S_2 - S_{12})/k_{12}]^{1/z_{12}},$$

или

$$(S_1/k_1)^{1/z_1} + (S_2/k_2)^{1/z_2} = [(S_1 + S_2 - S_{12})/k_{12}]^{1/z_{12}}.$$

Очевидно, что только при $k_1=k_2=k_{12}$ и $z_1=z_2=z_{12}=z$ справедливо уравнение Престона

$$S_1^{1/z} + S_2^{1/z} = (S_1 + S_2 - S_{12})^{1/z},$$

где z — индекс различия.

[1] При составлении списков видов островов использовались также данные работы Куренцовой и Борзовой (1979).

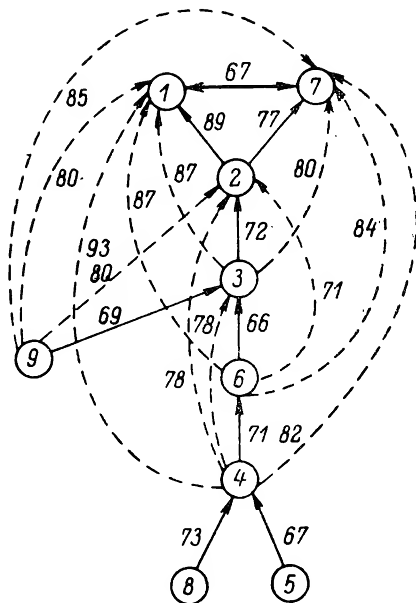


Рис. 2. Граф включения—сходства флор островов ДВГМЗ.

Следовательно, сравнивать флоры, удовлетворяющие уравнению Аррениуса, с разными коэффициентами при помощи индекса Престона нельзя. Из последнего уравнения следует, что матрица парных индексов сходства должна содержать только одинаковые численные значения элементов для корректного использования уравнения Престона. Таким условиям почти невозможно удовлетворить в случае исследования сходства реальных объектов. Если все-таки такое условие будет выполнено, то в этом случае можно сделать только один вывод, что совокупность флор имеет параметры, удовлетворяющие уравнению Аррениуса. Однако такой вывод можно получить путем непосредственного определения параметров уравнения Аррениуса по эмпирическим данным. Таким образом, индекс Престона [2] не может быть использован в сравнительной флористике и остается только один метод сравнения разновеликих объектов — метод анализа отношений включения (Юрцев, Сёмкин, 1980).

На основе списков видов растений была рассчитана матрица мер абсолютных мер сходства (табл. 2) и на ее основе — матрица мер включения [3] (табл. 3). По данным матрицы включения построен граф включения (рис. 2), на дугах которого даны значения мер включения в процентах: в первую очередь учиты-

ТАБЛИЦА 2

Матрица абсолютных мер сходства

	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	498								
2	259	290							
3	190	156	218						
4	133	112	112	143					
5	93	76	78	66	101				
6	158	129	120	101	71	181			
7	331	222	173	117	86	152	498		
8	51	41	43	38	27	41	48	52	
9	112	99	84	70	49	75	106	32	124

ТАБЛИЦА 3

Матрица мер включения

	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	100	89	87	93	92	87	66	98	80
2	52	100	72	78	75	71	44	79	80
3	38	55	100	78	77	66	34	83	69
4	27	39	53	100	67	56	23	73	57
5	19	26	36	46	100	39	17	52	40
6	32	45	57	71	70	100	30	79	61
7	66	77	80	82	85	84	100	92	85
8	10	14	20	27	26	23	10	100	26
9	23	35	40	45	48	41	21	61	100

[2] Аналогичный вывод справедлив и для индекса Маунтфорта.

[3] Абсолютная мера сходства списков A_i и A_j равна числу общих видов в указанных списках, т. е. $n(A_i \cap A_j)$, а мера включения списка A_j в A_i равна $n(A_i \cap A_j) / n(A_i)$ (Юрцев, Сёмкин, 1980).

вались последовательно связи включения меньшей флоры в большую по числу видов (жирные линии). Штриховыми линиями обозначены «транзитивные связи». Смысл этих связей состоит в следующем. Если список видов, например Де-Ливрона (6), включается непосредственно в (3), а (3) в (2), в свою очередь (2) в (1), то при транзитивности связей необходимы также включения всех последующих списков в предыдущие, т. е. (6) включаются также в (2), (1) и (7); (3) включаются в (2), (1) и (7). Списки (8) и (5) также включаются во все предыдущие, за исключением (9), но на рисунке эти связи не изображены.

На основе данных по мерам включения (см. рис. 2) можно сделать вывод, что списки видов флор наиболее крупных островов (Большой Пелис и Фуругельма) включают списки видов других островов. Наибольшие включения флор наблюдаются во флору о. Большой Пелис. Флоры островов Большой Пелис и Фуругельма сходны между собой на 67 %. С целью решения вопроса о близости островов Большой Пелис и Фуругельма, а также островной флоры в целом с материковыми флорами были рассчитаны меры включения указанных островных флор во флоры п-ова Муравьева-Амурского (10) (по данным Воробьева, 1982) и Хасанского административного района (Приморский край), включая заповедник «Кедровая падь» (11) (Нечаева, 1972; Коркишко, 1981). Результаты получились следующие: (7) → (10) (90 %), (7) → (11) (74 %), (1—9) → (10) (86 %), (1—9) → (11) (73 %). Следовательно, флора островов ДВГМЗ включается на 86 % во флору окрестностей г. Владивостока (п-ов Муравьева-Амурского) и на 73 % — во флору Хасанского р-на, что, возможно, обусловлено еще слабой изученностью флоры последнего.

Флора островов Большой Пелис и Фуругельма включается на 90 % во флору п-ова Муравьева-Амурского. Следовательно, флора ДВГМЗ близка к флоре сопредельной территории побережья зал. Петра Великого. О. Большой Пелис может быть взят за эталон при изучении указанной флоры ДВГМЗ в голоцене.

Авторы благодарят Д. П. Воробьева, В. Н. Ворошилова и П. Г. Горового за определение некоторых видов растений и просмотр собранного гербария, а также Г. Э. Куренцову, которая постоянно оказывала помощь в нашей совместной работе на островах ДВГМЗ.

ЛИТЕРАТУРА

Борзова Л. М., Семкин Б. И., Ковалюх Н. Н. Развитие островных растительных сообществ в голоцене (на примере острова Большой Пелис). — В кн.: Развитие природной среды в плейстоцене (юг Дальнего Востока). Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981, с. 127—134. — *Велижанин А. Г.* Время изоляции материковых островов северной части Тихого океана. — ДАН СССР, 1976, т. 231, № 1, с. 205—207. — *Воробьев Д. П.* Определитель сосудистых растений окрестностей Владивостока. Л.: Наука, 1982. 254 с. — *Горовой П. Г., Бойко Э. В.* Конспект флоры острова Фуругельма. — В кн.: Цветковые растения островов Дальневосточного морского заповедника. Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1981, с. 62—80. — *Коркишко Р. И.* Состояние растительного покрова материковой части Дальневосточного государственного заповедника. — В кн.: Цветковые растения островов Дальневосточного морского заповедника. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981, с. 130—136. — *Климова В. Л.* Макрозообентос Дальневосточного государственного морского заповедника. — В кн.: Животный мир Дальневосточного морского заповедника. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984, с. 4—11. — *Кудрявцева Е. П., Созинов Л. В.* Особенности распространения растительных сообществ на островах Южного Приморья. — В кн.: Экология и рациональное использование островных экосистем. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978, с. 22—23. — *Куренцова Г. Э.* Растительность Приморского края. Владивосток: Дальиздат, 1968. 192 с. — *Куренцова Г. Э.* Естественные и антропогенные смены растительности Приморья и южного Приамурья. Новосибирск: Наука, 1973. 230 с. — *Куренцова Г. Э.* Особенности фитоценозов островных экосистем у берегов Южного Приморья. — В кн.: Экология и рациональное использование островных экосистем. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978, с. 21—22. — *Куренцова Г. Э.* Сосудистые растения островов Дальневосточного государственного морского заповедника. — В кн.: Цветковые растения островов Дальневосточного морского заповедника. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981, с. 34—61. — *Куренцова Г. Э., Борзова Л. М.* Особенности флоры и растительности островов Дальневосточного государственного морского заповедника. — В кн.: Биологические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1979, с. 144—155. — *Ластовецкий Е. И., Якунин Л. П.* Гидрометеорологическая характеристика Дальневосточного государственного морского заповедника. — В кн.: Цветковые растения островов морского заповедника. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981, с. 18—33. — *Малышев Л. И.* Изолированные охраняемые территории как ложно-островные биоты. — Журн. общ. биол., 1980, т. 41, № 3, с. 338—349. — *Марков Ю. Д.* Южноприморский шельф Японского моря в позднем плейстоцене и голоцене. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1983. 126 с. — *Нечаева Т. И.*

Конспект флоры заповедника «Кедровая падь». — В кн.: Флора и растительность заповедника «Кедровая падь». Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1972, с. 43—88. — *Песенко Ю. А.* Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с. — *Селедец В. П.* Растительность острова Большой Пелис. — В кн.: Цветковые растения островов Дальневосточного морского заповедника. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981, с. 115—129. — *Селедец В. П., Пробатова Н. С.* Дополнение к флоре островов Дальневосточного государственного морского заповедника. — В кн.: Цветковые растения островов Дальневосточного морского заповедника. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981, с. 81—90. — *Тахтаджян А. Л.* Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 247 с. — *Флора* СССР. Т. 1. Л.: Изд-во АН СССР, 1934. 302 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Чугунов Ю. Д.* Морской заповедник в заливе Петра Великого. — В кн.: Биологические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1979, с. 138—143. — *Чугунов Ю. Д.* Принципы организации и задачи Дальневосточного государственного морского заповедника. — В кн.: Цветковые растения островов Дальневосточного морского заповедника. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981, с. 1—17. — *Шмидт В. М.* Количественные показатели в сравнительной флористике. — Бот. журн., 1974, т. 59, № 17, с. 929—940. — *Юрцев Б. А.* Ботанико-географическая характеристика южной Чукотки. — В кн.: Комаровские чтения, вып. XXVI. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1978, с. 3—62. — *Юрцев Б. А., Семкин Б. И.* Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 12, с. 1706—1718. — *Bullok J. A.* The investigation of samples containing many species. I. Sample description. — Biol. J. Lin. Soc., 1971a, vol. 3, N 1, p. 1—21. — *Bullok J. A.* The investigation of samples containing many species. II. Sample comparison. — Biol. J. Lin. Soc., 1971b, vol. 3, N 1, p. 23—56. — *Mountford M. D.* An index of similarity and its application to classificatory problems. — In: Progress in soil zoology. London, 1962, p. 43—50. — *Preston F. W.* The canonical distribution of commonnes and rarity. Pt. II. — Ecology, 1962, vol. 43, N 3, p. 410—432.

Тихоокеанский институт географии ДВНЦ АН СССР, Владивосток.

Получено 14 XII 1983.

УДК 581.543 (575,4) Бот. журн., т. 71, № 5

Г. С. Малышева

ФЕНОРИТМОТИПЫ ФИСТАШНИКОВЫХ РЕДКОЛЕСИЙ БАДХЫЗА

G. S. MALYSHEVA. PHENORHYTHMOTYPES OF THE BADGHYZ PISTACHIO WOODLANDS

Проанализированы материалы по сезонному развитию фисташников Бадхыза. Дана классификация феноритмотипов. Группа длительновегетирующих (90 %) включает пять типов: 1) вечнозеленые, 2) осенне-зимне-весенне-летнезеленые, 3) позднеосенне-зимне-весенне-раннелетнезеленые с позднелетне-раннеосенним периодом покоя, 4) осенне-зимне-весеннезеленые с летним периодом покоя, 5) весенне-летне-осеннезеленые с зимним периодом покоя. Группа коротковегетирующих (10 %) включает два типа: 6) зимне-весеннезеленые с периодом летне-осеннего и частично зимнего покоя, 7) весенне-летнезеленые с периодом осеннего и зимнего покоя.

Растительность среднеазиатских редколесий, как и растительность Средней Азии в целом, характеризуется значительными сезонными и разногодичными изменениями, связанными с резкими сезонными контрастами климата. Существенно меняются видовой состав сообществ, соотношение жизненных форм и феноритмотипов, численность особей, обилие, структура сообществ.

Одним из важнейших признаков организации сообществ является феноритмотипический состав. В последнее время в геоботанической литературе его изучению уделяется все большее внимание. Обобщающие исследования, проведенные по программе И. Г. Серебрякова (1964), выявили основные фенологические типы растений разных ботанико-географических зон СССР. Затем в 1972 г. вышла методическая работа И. В. Борисовой, в которой значительно расширена классификация феноритмотипов. Однако следует отметить до сих пор недостаточную изученность состава феноритмотипов различных типов растительности.

В настоящем сообщении анализируются материалы по сезонному развитию фисташниковых редколесий Бадхыза, которые являются частью комплексных работ, проводимых с 1976 г. Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова

АН СССР на территории Бадхызского государственного заповедника. На основе анализа ритма сезонного развития 122 видов растений дана классификация феноритмотипов фисташников.[1]

Район фисташников Бадхыза входит в Южно-туркестанскую горную провинцию Ирано-Туранской подобласти Сахаро-Гобийской пустынной области (Лавренко, 1965). В пределах Бадхыза фисташники занимают подгорные равнины, низкогорья и нижние части среднегорий (600—1200 м над ур. м.). На подгорных равнинах господствуют низкоэфемероидные сообщества с высокой долей участия мятлика *Poa bulbosa* L. и осоки *Carex pachystylis* J. Gay. Выше в низкогорье и среднегорье фисташники обогащаются растениями других жизненных форм и в основном представлены эфемерово-эфемероидными сообществами, подробно описанными Г. С. Малышевой (1982) и Л. Е. Родиным (1984).

Климатические условия Бадхыза определяются положением его южнее 35° с. ш. и характеризуются как континентальные с большим контрастом суточных, сезонных и годовых температур, неравномерностью выпадения осадков по сезонам и большим количеством «вегетационных зим» (75 %, по: Бабушкин, 1960). Осадки выпадают только в октябре—мае, в летние месяцы и в сентябре они отсутствуют. Максимальное количество их наблюдается в марте. Это определяет наличие в году двух контрастных сезонов: влажного и сухого. Влажный сезон в своей первой половине характеризуется прохладными и неустойчивыми термическими показателями, которые затем сменяются теплыми, а сухой — как сильно прогретый и жаркий. Значительная погодичная изменчивость элементов климата, особенно осадков, вызывает чередование влажных и сухих лет (см. таблицу).

В связи с особенностями климата развитие растительности фисташников начинается осенью с установлением влажного периода. В годичном цикле фисташников выделяются три фазы сезонного состояния: фаза становления травостоя и безлистного состояния фисташки (ноябрь—март) начинается после первых осенних дождей, когда отрастает большинство травянистых растений, рост идет замедленными темпами в течение длительного времени (см. рисунок, *А*, 1); фаза максимального развития травостоя и начала развития фисташки (март—апрель) наблюдается, когда среднесуточная температура воздуха переходит через 10 °С. Зацветает большинство видов растений (около 40). Одновременно прекращается рост вегетативных органов цветущих видов. В это время достигаются пределы видовой насыщенности, максимальных величин проективного покрытия, полной сформированности горизонтальной структуры травостоя и максимума надземной фитомассы (см. рисунок, *А*, 2); фаза усыхания травостоя и развития фисташки (май—октябрь) наступает, когда среднесуточная температура воздуха переходит через 20°, а в наиболее жаркий месяц (июль) достигает 30° (см. рисунок, *А*, 3). Осадки прекращаются, а влажность верхнего горизонта почвы опускается ниже коэффициента завядания (1.5 %). Большинство видов растений в своей надземной части засыхает и переходит в ветошь. Вегетация продолжается не более, чем у 30 (из 122) видов.

Несмотря на круглогодичную вегетацию, растения фисташников в прохождении своего годичного цикла развития имеют различные соотношения вегетации и покоя. По характеру фенологического развития выявлены следующие группы и типы растений (см. рисунок).

I. Длительновегетирующие. К ним относятся виды, надземные побеги которых функционируют от 4 мес до 1 года и более. Они являются господствующими в фисташниках Бадхыза и составляют около 90 % от всех видов растений.[2] К этой группе относятся растения пяти типов: 1) вечнозеленые, 2) осенне-зимне-весенне-летнезеленые, 3) позднеосенне-зимне-весенне-раннелетнезеленые с позд-

---

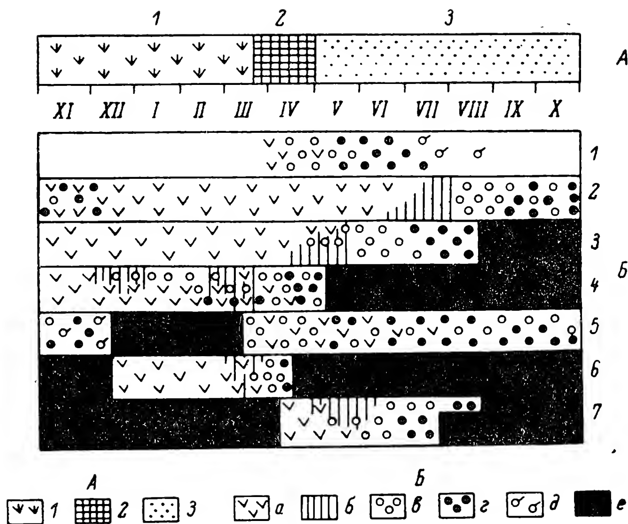
[1] Возможно, что предложенная классификация не учитывает всех типов развития растений, характерных для фисташников Бадхыза, так как исследования проводили только в окрестностях стационара. Приведенная характеристика в дальнейшем может быть уточнена.

[2] Наши исследования, подтвержденные данными многих авторов (Каримов и др., 1969; Каримов, 1981; Нечаева, Приходько, 1959; Бурыгин, Маркова, 1975, и др.), позволили эфемеры и эфемероиды характеризовать как длительновегетирующие растения и тем самым изменить господствующее представление о них как о коротковегетирующих (Коровин, 1934).

Изменение среднесуточных температур воздуха и сумм осадков в течение вегетации и по годам исследуемого цикла (по данным МС Кызыл-Джар, Бадхызский заповедник)

Годы	Месяц												Сумма осадков за вегетационный период, мм	Дата начала вегетации
	X	XI	XII	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX		
1976/77	—	—	—	−4.8/50.8	4.0/18.7	11.8/27.7	16.2/33.5	22.2/0.4	28.8/0	30.7/0	26.9/0	21.9/0	221.6	После 20 декабря
1977/78	13.2/21.4	8.9/36.6	4.0/22.6	0.7/51.2	3.0/44.9	7.1/54.6	15.5/17.4	20.9/12.5	25.8/0	29.4/0	26.1/0	23.6/0	261.2	1—5 ноября
1978/79	15.7/0	4.2/72.5	8.3/38.0	1.2/47.0	5.5/90.9	7.0/46.2	15.4/79.7	16.4/10.6	25.1/0	30.5/0	26.7/0	22.7/0	384.9	15 ноября
1979/80	16.9/8.4	6.3/4.5	6.3/46.6	−0.3/31.9	−1.3/45.0	7.5/67.0	17.2/23.2	22.4/0	28.1/0	30.0/0	26.9/0	14.4/0	226.6	После 20 декабря
1980/81	14.1/2	11.6/5.6	5.6/47.2	4.8/44.4	5.4/57	10.4/17.1	14.1/48.2	21.2/8.4	25.5/0	29.0/0	27.4/0	21.5/0	229.9	То же
1981/82	12.6/13.2	9.6/15.9	6.4/25.8	0.5/62.7	2.0/67.0	5.7/139	15.2/0	20.7/10.9	24.9/0	28.8/0	26.2/0	19.8/0	334.5	15—20 октября
1982/83	14.2/3.5	4.0/67.7	1.3/33.5	3.0/37.4	5.5/23.1	5.3/40	14.1/40.4	22.0/6.4	28.1/0	33.1/0	29.8/0	21.9/0	252.0	20—25 октября
1983/84	13.3/0	11.9/5.2	3.3/9.5	1.8/16.5	−2.4/20.2	8.7/83.6	14.7/13.1	—	—	—	—	—	147.1	После 20 декабря

Примечание. В числителе — среднемесячная температура воздуха, в знаменателе — сумма осадков.



Типы ритмики развития растений.

А — фазы сезонного развития фисташников: *1* — становление травостоя и безлистное состояние фисташки, *2* — максимальное развитие травостоя, *3* — усыхание травостоя и развитие фисташки. *Б* — типы ритмики развития растений фисташников: *1* — вечнозеленые, *2* — осенне-зимне-весенне-летнезеленые, *3* — поздне-осенне-зимне-весенне-раннелетнезеленые с позднелетне-раннеосенним периодом покоя, *4* — осенне-зимне-весеннезеленые с летним периодом покоя, *5* — весенне-летне-осеннезеленые с зимним периодом покоя, *6* — зимне-весеннезеленые с летним, осенним и частично зимним периодом покоя, *7* — весенне-летнезеленые с периодом осеннего и зимнего покоя. *а* — начало отрастания и появление всходов; *б* — отрастание генеративных побегов; *в* — цветение; *г* — плодоношение; *д* — листопад, веткопад; *е* — покой.

нелетне-раннеосенним периодом покоя, 4) осенне-зимне-весеннезеленые с летним периодом покоя, 5) весенне-летне-осеннезеленые с зимним периодом покоя.

Вечнозеленые. К этому типу относятся два вида (1.8 %) — кустарник лиановидного типа *Ephedra ciliata* Regel и кустарничек *E. intermedia* Schrenk et Mey., для которых характерна безлистность. Роль ассимилирующих органов выполняют побеги. Ежегодно эти растения образуют одну генерацию побегов, которые остаются зелеными в течение 1—3 лет. Рост и развитие у них отмечаются в начале, а цветение во второй половине апреля. В мае завершается рост побегов и начинается плодоношение. В августе—сентябре опадают побеги двух-трехлетнего возраста. Такое развитие определяет вечнозеленость. В фитоценотическом отношении роль *E. ciliata* незначительна. Лиановидная форма ее встречается под 20—40 % учтенных особей фисташки, а кустарниковая — на открытых местах. *E. intermedia* участвует в строении ряда ассоциаций по щебнистым оголенным склонам южных экспозиций, местами образуя фриганоидные заросли (эфедрарии) и выступая в качестве доминанта.

Осенне-зимне-весенне-летнезеленые. Период вегетации продолжается в течение всего года, а период покоя отсутствует. К растениям этой группы относится травянистый поликарпик *Heteropappus canescens* (Nees) Novopokr., который имеет ксероморфные листья (с сильно сокращенными и закрученными внутрь листовыми пластинками). Фитоценотическая роль этого растения незначительна. Активный рост надземных побегов начинается осенью с установлением влажного периода и продолжается в течение 6—7 мес. Генеративный побег растет летом, а растение зацветает в конце лета. Полное засыхание и обсеменение происходят в ноябре, когда отмечается развитие новой генерации побегов.

Поздне-осенне-зимне-весенне-раннелетнезеленые с позднелетне-раннеосенним периодом покоя. К ним относятся монокарпические и поликарпические травянистые многолетники стержнекорневые (*Cousinia congesta* Bunge, *C. raddeana* C. Winkl., *C. schistoptera* Juz.), а также плотнодерновинные (*Stipa hohenackeriana* Trin. et Rupr.) и короткокорневищные (*Delphinium semibarbatum* Bienert ex Boiss. и др.) растения. Особый интерес вызывает то, что эти растения для своего развития не ограничиваются периодом дождей, а захватывают часть лета, т. е. период засухи. Расти они начинают

осенью (октябрь—ноябрь). Вегетативная розетка формируется в течение 6 мес. В мае отрастает генеративный побег, а цветение происходит летом (июнь—июль) при полностью засохшей вегетативной розетке, т. е. прохождение фаз вегетативного цикла наблюдается во влажный период, а генеративного — в сухой. Быстрое увядание листьев наблюдается также и в годы, когда эти виды не цветут, т. е. это — одно из приспособлений к перенесению засухи (см. рисунок). Другая приспособительная черта — строение корневой системы этих растений. Корни большинства из них, как правило, проникают в глубокие слои почвы, иногда до 2 м, захватывая большую площадь питания.

Растения данного феноритмотипа составляют около 12 % от общего числа видов. В фитоценотическом отношении их роль невелика. Лишь *Cousinia congesta* выступает доминантом кузиниевых фисташников, *Delphinium semibarbatum* — содоминант в осочково-мятликовых фисташниках, а остальные виды являются ассектаторами.

В связи с погодичными флуктуациями климата данный феноритмотип проявляет некоторую неустойчивость. Так, более позднее становление влажного периода соответственно меняет сроки начала вегетации, сдвигая их на зиму и вызывая некоторые угнетения в прохождении фаз генеративного цикла. Окончание вегетации, как правило, стабильно.

Осенне-зимне-весеннезеленые с летним периодом покоя — самый распространенный тип ритмики (62.3 %). Для него характерно полное совпадение ритма развития растений с климаторитмикой: активный рост начинается после установления влажного периода осенью и тянется замедленным темпом до весны, когда растения достигают максимума своего развития. Затем они в большинстве случаев цветут (по времени цветения выделяются 4 группы: 1) зимние, 2) ранневесенние, 3) весенние, 4) поздневесенние) и к началу засушливого периода в апреле—мае прекращают вегетацию, после чего наступает длительный покой — с апреля—мая по октябрь—ноябрь (см. рисунок, *4*). Однолетники существуют в это время в виде семян, а многолетники — как в виде семян, так и в виде подземных корневищ, клубней или луковиц, реже — жизнеспособных хорошо развитых стержневых корней и каудексов. Такое сокращение периода активной вегетации и полное его соответствие влажному периоду делают растения этого типа развития весьма приспособленными к существованию в засушливых условиях фисташников Бадхыза.

К этому феноритмотипу относятся многолетние травы разных жизненных форм (*Carex pachystylis*, *Poa bulbosa*, *Astragalus barrowianus* Aitch. et Baker, *Allium fibrosum* Regel, *Ranunculus sewerzowii* Regel и др.), из них *Carex pachystylis* и *Poa bulbosa* являются доминантами.

Однолетние травы представлены в основном стержнекорневыми растениями (*Onobrychis pulchella* Schrenk, *O. micrantha* Schrenk, *Trigonella noeana* Boiss. и др.), однако основную фитоценотическую роль играют однолетние кистекорневые злаки — *Anisantha sericea* (Drob.) Nevski, *Hordeum spontaneum* C. Koch, *Aegilops triuncialis* L. и другие виды, которые нередко выступают как доминанты эфемерово-разнотравных фисташников и подкроновых микрогруппировок фисташки. Растения осенне-зимне-весеннего феноритмотипа значительно подвержены погодичным флуктуациям.

Весенне-летне-осеннезеленые с зимним периодом покоя. К ним относятся 17 видов растений (14 %), из которых одно древесное — *Pistacia vera* L., 2 кустарника — *Calligonum setosum* Litv., *Amygdalus turcomanica* Lincz.; 7 полукустарничков — *Artemisia badghysi* Krasch. et Lincz., *Astragalus nigricans* Bazneby, *Trigonella laxiflora* Aitch. et Baker и др.; 6 многолетних травянистых растений — *Alhagi persarum* Boiss. et Buhse, *Psoralea drupacea* Bunge, *Sophora pachycarpa* Schrenk и др. и один однолетник — *Lachnophyllum gossypinum* Bunge. Период их вегетации захватывает и неблагоприятный сухой сезон и длится 6—8 мес с весны до осени (см. рисунок, *5*).

У деревьев и кустарников (*Pistacia vera* и *Amygdalus turcomanica*) развитие начинается с фаз генеративного цикла. Миндаль зацветает во второй половине марта, а мужские особи фисташки начинают пылить в конце марта—начале апреля. Распускание листьев и рост ассимиляционных побегов отмечаются немного позже (апрель). Эти растения характеризуются коротким периодом

роста (20—30 дней). К засухе у них полностью сформирована крона и начинается плодоношение. Кустарник *Calligonum setosum*, полукустарнички и многолетние травы начинают вегетировать в апреле с отрастания вегетативных побегов, а зацветает большинство из них в конце апреля—мае. Однако красочных аспектов они не образуют, за исключением *Convolvulus korolkowii* Regel et Schmalh., который в псаммофитно-разнотравных ценозах на выгоревшем соломенно-желтом фоне образует розоватые пятна.

Немного позже других (май) начинает вегетировать однолетник *Lachnophyllum gossypinum*. Прорастание и рост этого вида носят растянутый характер. После окончания роста, в июне—июле, растение зацветает и цветет до сентября—октября. Так же, как и *L. gossypinum*, в июне после окончания роста по залежным группировкам зацветает *Alhagi persarum* и цветет до августа. Самыми последними зацветают полыни (сентябрь).

Так, по времени зацветания растения весенне-летне-осеннего типа развития делятся на 4 группы: весенние, раннелетние, летние и летне-осенние. Большинство из них имеет длительные периоды цветения. Вегетация у преобладающего числа видов завершается к сентябрю, а у фисташки и полыней продолжается до октября—ноября (см. рисунок, *5*). В отдельные годы листопад фисташки завершается лишь в декабре.

Несинхронность ритма развития этих растений с современным климаторитмом компенсируется у этих видов интенсивностью процессов жизнедеятельности. Вполне вероятно, что современные ареалы этих видов частично ограничены и невозможностью прохождения всех фаз вегетации в тех или иных климатических условиях. Из 17 весенне-летне-осенних видов лишь *Pistacia vera*, *Amygdalus turcomanica*, *Artemisia badghysi* и *Astragalus nigricans* доминируют в соответствующих ярусах различных типов фисташников.

II. Коротковегетирующие. Они составляют всего 10 % от общего списка видов. Их вегетация длится не более 3—4 мес в течение одного или двух сезонов года: зимы и весны, весны и лета. Эта группа включает два феноритмотипа.

З и м н е - в е с е н н е з е л е н ы е с периодом летне-осеннего и частично зимнего покоя вегетируют с декабря—января по апрель—май. Эта немногочисленная группа растений (6.3 %) в основном представлена поликарпическими травами: луковичными (*Ixiolirion tataricum* (Pall.) Herb., *Tulipa lehmanniana* Merkl., *T. kuschkensis* B. Fedtsch.) и клубнекорневыми (*Bongardia chrysogonum* (L.) Spach, *Bunium badghysi* (Korov.) Korov.). Из однолетников сюда относятся стержнекорневые (*Aphanopleura leptoclada* (Aitch. et Hemsl.) Lipsky) и настоящие эфемеры (*Erophila verna* (L.) Bess., *Ceratocephala falcata* (L.) Pers.).

По времени цветения зимне-весеннезеленые растения делятся на 3 группы: ранневесенние, весенние и поздневесенние.

Фитоценотическая роль растений этого феноритмотипа в фисташниках не особенно велика. Исключение составляют *Aphanopleura leptoclada* и *Bunium badghysi*, которые в отдельные годы выступают в качестве доминантов и содоминантов. Покой этих растений длится около 8 месяцев.

В е с е н н е - л е т н е з е л е н ы е с периодом осеннего и зимнего покоя. Растения этого типа (5 %) начинают отрастать весной при переходе в лето и создают фитоценотически малозначимую синузию. К ним относятся единичные однолетние травы (*Scabiosa rhodantha* Kar. et Kir., *Nigella integrifolia* Regel, *Diarthron vesiculosum* (Fisch. et Mey.) C. A. Mey., *Psammogeton setifolium* Boiss., *Crucianella filifolia* Regel et C. Winkl.). Бóльшая часть их — типичные ксерофиты, имеющие безрозеточную форму роста, развитие которых приходится на самое неблагоприятное засушливое время. *Nigella integrifolia* зацветает поздно весной, а остальные виды — летом, когда кругом все выгорело.

Наши исследования показали, что резкая сезонная контрастность климата фисташников Бадхыза создает сообщества, развитие которых происходит в течение года в результате смены сезонных синузий. Это свойство определяется набором феноритмотипов.

В фисташниках Бадхыза феноритмотипический состав отличается большим разнообразием — 7 основных типов, что в какой-то мере ослабляет конкуренцию между многочисленными видами в этих сообществах.

Господствующим по численности и фитоценотической значимости типом рит-

мики развития является осенне-зимне-весеннезеленый (более 60 %). Другие типы из группы длительновегетирующих, проявляющие несинхронность ритма развития с современным климаторитмом, малочисленны и менее значимы в строении сообщества. Отсюда следует, что фисташники как тип растительности, очевидно, формируются в направлении сокращения периода вегетации растений и его полного соответствия влажному периоду.

Осенне-зимне-весенний тип развития характерен для большинства травянистых растений, из которых преобладают однолетники (72 %). Растения этого типа развития составляют основу осенне-весенней травяной синузии фисташников. В нее также включаются растения других феноритмотипов (зимне-весеннезеленых, осенне-зимне-летнезеленых, осенне-зимне-весенне-летнезеленых), которые частично совпадают по срокам развития с осенне-зимне-весеннезелеными или перекрывают их.

Осенне-весенняя синузия представлена не каждый год. В крайне сухие годы она бывает слабо выражена из-за полного отсутствия однолетников. Иногда время ее существования сокращено до 3—4 мес.

Столь значительное ее развитие в фисташниках — специфическая черта, сближающая эти редколесья с ценозами Средиземноморья. Осенне-весенняя травяная синузия сменяется группой летних синузий: древесной, кустарниковой, полукустарничковой и травяной, из которых эдификаторной является синузия фисташки. Эта группа синузий в основном представлена растениями весенне-летне-осеннезеленого типа развития (14 %).

Набор феноритмотипов фисташников Бадхыза определяет начало развития с осени, круглогодичное функционирование с цветущими видами на протяжении всего года, максимум цветущих и вегетирующих видов весной и наличие двух периодов покоя — летнего и зимнего, т. е. все признаки, характерные для ксерофильных листопадных и отчасти жестколистных вечнозеленых древесно-кустарниковых сообществ Средиземноморья.

Все это позволяет отнести фисташники Бадхыза к сообществам со средиземноморским типом развития растительности.

ЛИТЕРАТУРА

Бабушкин Л. Н. Агроклиматическое районирование хлопковой зоны Средней Азии. Л.: Гидрометеоиздат, 1960. 134 с. — *Борисова И. В.* Ритмы сезонного развития степных растений зональных типов степной растительности Центрального Казахстана. — Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 3, Геоботаника, 1965, вып. 17, с. 64—99. — *Борисова И. В.* Сезонная динамика растительного сообщества. — В кн.: Полевая геоботаника. Т. 4. Л.: Наука, 1972, с. 5—82. — *Бурыгин В. А., Маркова Л. Е.* Зимневегетирующие растения Узбекистана. Ташкент: Фан, 1975. 208 с. — *Каримов Х. Х.* Ритм развития эфемероидов западного Памиро-Алая. Душанбе: Дониш, 1981. 142 с. — *Каримов Х. Х., Кудинова С. В., Николаева М. И. и др.* Зимняя вегетация и летний покой растений аридной зоны Средней Азии. Душанбе: Дониш, 1969. 209 с. — *Коровин Е. П.* Растительность Средней Азии. М.; Ташкент: САОГИЗ, 1934. 480 с. — *Лавренко Е. М.* Провинциальное разделение Центральноазиатской и Ирано-Туранской подобластей Афро-Азиатской пустынной области. — Бот. журн., 1965, т. 50, № 1, с. 3—15. — *Малышева Г. С.* Динамика вертикальной структуры надземной части травостоя фисташковых редколесий Бадхыза. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 2, с. 177—184. — *Нечаева Н. Т., Приходько С. Я.* Биологические особенности пустынных растений и опыт использования их для улучшения пастбищ. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1959, т. 64, вып. 1, с. 91—103. — *Родин Л. Е.* Стационарные исследования фисташников Бадхыза. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 6, с. 799—809. — *Серебряков И. Г.* Сравнительный анализ некоторых признаков ритма сезонного развития растений различных ботанико-географических зон СССР. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1964, т. 69, вып. 5, с. 62—85. — *Priszter Sz.* Die phänologie einiger estmediterranen Geophyten und ihre Darstellungsprobleme. — Acta Bot. Acad. Sci. Hung., 1981, Bd 27, N 1—2, S. 199—209.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 25 III 1985.

УДК 581.524.34 : 253 : 582.475.4 Бот. журн., т. 71, № 5

В. А. Алексеев, Е. Н. Андреева, В. В. Горшков, В. Д. Друзина, Г. П. Меньшикова, О. Г. Чертов, В. Т. Ярмишко

ВЛИЯНИЕ ВЫБРОСОВ РАБОТАЮЩЕЙ НА УГЛЕ ЭЛЕКТРОСТАНЦИИ НА ЗАБОЛОЧЕННЫЕ СЕВЕРОТАЕЖНЫЕ СОСНЯКИ

V. A. ALEXEYEV, E. N. ANDREYEVA, V. V. GORSHKOV, V. D. DRUZINA, G. P. MENSHIKOVA, O. G. CHERTOV, V. T. YARMISHKO. THE IMPACT OF EMISSION OF COAL ELECTRIC POWER STATION UPON WATERLOGGED NORTH TAIGA PINE FORESTS

Слабое хроническое загрязнение атмосферы выбросами тепловой электростанции (двуокись серы в комплексе со щелочной золой) не вызвало заметного повреждения древостоев и травяно-кустарничкового яруса северотаежных сосняков ерниково-сфагновых на северо-востоке европейской части СССР. Существенно снизилось флористическое богатство эпифитных лишайников, изменились видовой состав и фитомасса мохообразных. В торфяно-перегнойных почвах повысились зольность и pH верхних горизонтов торфа, возросли запасы кальция, серы, азота и фосфора. Комплексное изучение объекта позволило показать сложное, иногда противоположное по знаку воздействие данного типа загрязнения на различные компоненты лесных экосистем.

В последние десятилетия все большее распространение приобретает загрязнение атмосферы двуокисью серы с сопутствующими загрязнителями при выплавке металлов, от сжигания топлива на электростанциях и т. д. При эпизодическом воздействии низких доз SO_2 на лесные экосистемы может не возникать ощутимого отрицательного влияния, более того, при недостатке серы в почвах возможен даже положительный, мелиорирующий эффект (Thomas e. a., 1943). Увеличение частоты воздействия двуокиси серы и переход к длительному периодическому или постоянному загрязнениям вызывают хроническое повреждение растений и приводят к деградации экосистем. Однако влияние промышленного загрязнения выражается не только в прямом повреждающем воздействии токсических агентов на растения. Поступление избытка химических элементов в экосистемы изменяет биогеохимическую обстановку и в итоге может оказывать влияние на компоненты биогеоценозов через изменение почвенных условий и химического состава растений.

Для изучения характера изменений различных компонентов лесных экосистем при тех или иных типах загрязнения атмосферы сотрудниками Ботанического института АН СССР заложен ряд постоянных пробных площадей в лесах различных ботанико-географических зон.

Цель данной работы — изучить изменения, происшедшие в растительных сообществах и почвах заболоченных предтундровых сосняков северо-востока европейской части СССР под влиянием многолетнего слабого загрязнения атмосферы выбросами работающей на угле электростанции.

Материал и методика

Территория района исследований представляет плоскую, почти повсеместно заболоченную равнину с преобладанием открытых болот верхового типа и сосняков ернико-сфагновых Vб класса бонитета низкой полноты и производительности. Климат района континентальный. Среднегодовая температура воздуха —4.4°, июльская 12.8 °С. Продолжительность периода с температурами выше 10° составляет 63 дня. Количество осадков — 440 мм в год при испарении 251 мм (Чертовской и др., 1978). Летом преобладают северо-западные ветры; перемещение воздушных масс в противоположном направлении в это время года наблюдается примерно в 15 % случаев. В остальные сезоны преобладают юго-западные ветры.

Основной источник атмосферного загрязнения — работающая на углях Печорского бассейна тепловая электростанция, выбросы которой вместе с городскими котельными составляют примерно 25 тыс. т двуокиси серы и 35 тыс. т твердых частиц в год. В Воркуте при сходных источниках загрязнения поступление к поверхности земли золы и сажи достигает 640—1890 г/м² в год, тогда

как фоновые величины не превышают 6—18 (Кулиев, 1977; Кулиев, Лобанов, 1978). В нашем случае основное количество пыли с преобладанием окислов кальция и магния оседает на расстоянии 1—3 км от мест сжигания топлива, приводя к изменению кислотно-основного равновесия в почвах. Вблизи электростанции величина pH снеговой воды колеблется от 5.9 до 6.75, снижаясь до 6.0 при удалении на 10—15 км (pH дистиллированной воды 5.6).

Изучение влияния загрязнения проводили на пробных площадях и с помощью маршрутных ходов. Три пробные площади (№ 1, 3, 4) были выбраны на северо-запад от электростанции, в стороне с наименьшей повторяемостью летних ветров (примерно 5 дней в месяц). Они находились на расстоянии 1 (№ 1), 7 (№ 3) и 15 (№ 4 — контроль) км от источника загрязнения. Две пробные площади (№ 2, 5) расположены в 2 км на юго-восток от ТЭС;[1] повторяемость летних ветров в этом направлении наиболее велика — 10—13 дней в месяц. Выбор участков в других направлениях был невозможен из-за отсутствия подходящих древостоев.

При закладке пробных площадей производили таксацию древостоя с оценкой состояния каждой особи, выполняли геоботанические и почвенные описания. Фитомасса ветвей, хвои и корней на пробных площадях определена по 7—10 модельным деревьям, фитомасса растений нижних ярусов — по укосам с 10—12 площадок размером 1 м². Расчеты показывают, что при этом ошибка средних значений фитомассы составляет 9—12 %. Изучали линейный прирост стволов модельных сосен, радиальный прирост ство-

[1] Пробные площади № 2 и 5 находятся поблизости друг от друга. Ввиду сходства их растительности, химизма растений и почв данные по пробной площади № 5 приводятся выборочно.

ТАБЛИЦА 1

Таксационная характеристика изучавшихся ерниково-сфагновых сосняков

№ пробной площади	Состав древостоя	Число деревьев на 1 га				Средние данные по сосне			Продолжительность жизни хвои сосны, лет	Сомкнутость древостоя	Общий запас древостоя, м³/га
		сосна	ель	береза	итого	высота, м	диаметр, см	возраст, лет			
1	10С, ед. Е, Б	1680/80	150/30	200/—	2030/110	4.3	5.5	45—50	5.2	0.30	14.9/0.4
2	10С + Е, Б	2040/400	350/30	150/—	2540/430	4.1	5.0	40—45	5.0	0.30	16.4/5.9
3	8С2Е + Б	1415/81	653/45	200/18	2268/144	4.5	5.7	40—45	6.8	0.35	17.5/1.2
4	10С	2292/—	—	—	2292/—	3.8	4.1	40—45	6.6	0.30	10.2/—
5	10С + Е, Б	1860/550	100/75	160/25	2120/650	3.1	3.4	40	4.2	0.25	6.5/1.1

Примечание. В числителе дроби — число живых, в знаменателе — мертвых деревьев.

ловой древесины, продолжительность жизни хвои. Образцы почв, различных частей деревьев и растения напочвенного покрова были подвергнуты химическому анализу общепринятыми методами (Аринушкина, 1970).

При маршрутных обследованиях, которые проводили в различных направлениях от ТЭС, выявляли состояние мохового покрова, изучали эпифитные синузии лишайников и определяли максимальную продолжительность жизни и наличие повреждений хвои сосны *Pinus sylvestris* L.

Изучавшиеся сосняки относятся к ерниково-сфагновому типу и имеют близкие таксационные показатели (табл. 1), типичные для заболоченных лесов северной тайги. Помимо сосны, в составе древостоев в небольшом количестве встречаются ель сибирская *Picea obovata* (L.) Karst. и береза пушистая *Betula pubescens* Ehrh. Весьма сходны по составу, строению и обилию видов нижние ярусы растительности (табл. 2). Почвы пробных площадей торфяно-перегнойные, с одинаковым строением профиля: под слоем сфагнового покрова расположен в начале слабо разложившийся торф, затем среднеразложившийся, еще ниже — сильно разложившийся темно-бурый перегнойный торф. Общая мощность этих горизонтов составляет 0.6—0.8 м; они подстилаются глеевым суглинком. Уровень грунтовых вод в период наблюдений (июль—август 1979 г.) находился на всех участках на глубине 0.1—0.2 м.

ТАБЛИЦА 2

Характеристика кустарникового и травяно-кустарничкового ярусов

Вид	Проективное покрытие, %			
	№ пробной площади			
	1	2	3	4
Betula nana L.	15—20	35—40	20	15—20
Carex rariflora (Wahlenb.) Smith	+	+	+	+
Chamaedaphne calyculata (L.) Moench	15	15	15	25
Empetrum nigrum L.	+	+	5	3
Eriophorum vaginatum L.	7—10	7—10	7—10	7
Ledum palustre L.	10	5—7	7—10	10
Rubus chamaemorus L.	25	30	30	25
Vaccinium myrtillus L.	2—3	2—3	5	+
V. uliginosum L.	10	5—6	20	15
V. vitis-idaea L.	3	1—2	5	+

Примечание. Знаком «плюс» обозначено участие в покрове видов, среднее проективное покрытие которых меньше 1 %.

Результаты исследования

Влияние промышленных выбросов на лесные экосистемы обычно определяется по эдифицирующей синузии — древостою (Smith, 1981). Повреждения древостоев в рассматриваемых условиях невелики. Под влиянием многолетних слабых воздействий SO_2 несколько снизился максимальный возраст жизни хвои. Вместо 6—7 (иногда 8) лет хвоя сосен вблизи электростанции живет 4.2—5 лет (табл. 1), причем в направлении преобладающих летних ветров имеются, как показали маршрутные измерения, участки сосновых лесов, где хвоя держится на ветвях не более 4 лет. Массовые повреждения хвои (хлорозы, некрозы) не наблюдаются. Отмечалось наличие побуревших кончиков хвоинок старых возрастов, но это явление свойственно соснам и далеко за пределами воздействия электростанции.

Изменение срока жизни ассимиляционных органов сказалось на общем количестве хвои модельных деревьев и древостоев в целом: ее доля в надземной фитомассе загрязненных сосняков составляет 24—25 %, тогда как в фоновых лесах она достигает 31—33 % (табл. 3). Загрязнение отразилось также и на линейном приросте сосен в высоту. До 1970 г. динамика их роста была близкой на всех пробных площадях по абсолютным значениям и характеру погодичных флуктуаций прироста (рис. 1). В последующее десятилетие на участках с большей частотой воздействия загрязнителей (пробные площади № 2, 5) наблюда-

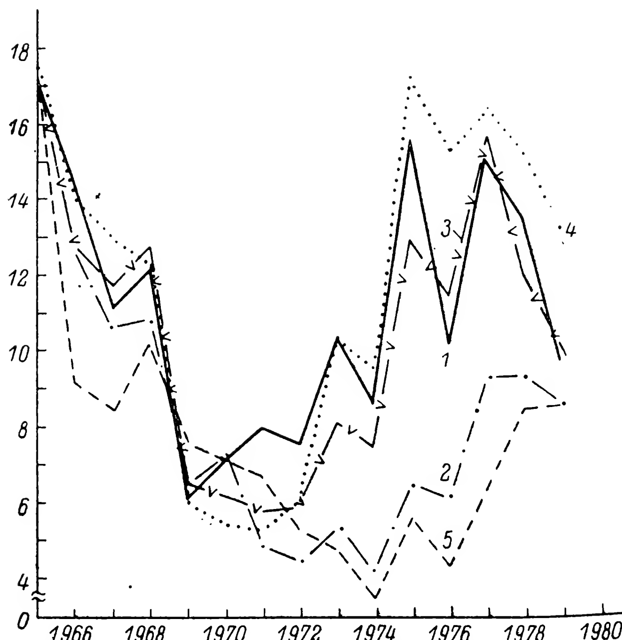


Рис. 1. Динамика ежегодного прироста в высоту модельных деревьев сосны на различном удалении от ТЭС.

Здесь и на рис. 2: *1—5* — пробные площади. *По оси абсцисс* — годы; *по оси ординат* — прирост в высоту, см.

лось снижение прироста в 2—3 раза. В то же время на ближайшей к ТЭС пробной площади № 1, расположенной с наветренной стороны и реже испытывающей влияние выбросов, изменения в тенденциях верхушечного роста не произошли.

Ранее отмечалось (Алексеев, Ярмишко, 1981), что в случае сильных загрязнений, приводящих к распаду древостоев, существенное и устойчивое падение радиального прироста деревьев наблюдается за несколько лет до их отмирания, после визуального заметного ослабления особей. В данном случае не наблюдалось достоверного снижения радиального прироста (рис. 2). При этом, как можно судить по представленным в табл. 3 материалам о соотношении фитомассы хвои и древесины (с учетом данных рис. 2), КПД работы фотосинтетического аппарата загрязненных сосен несколько выше, нежели фоновых.

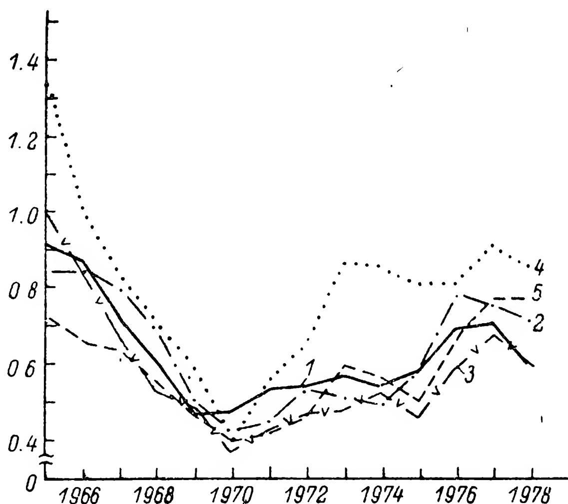


Рис. 2. Динамика ежегодного радиального прироста модельных деревьев сосны на различном удалении от ТЭС.

По оси абсцисс — годы; *по оси ординат* — радиальный прирост, мм.

ТАБЛИЦА 3

Фитомасса надземной части заболоченных сосновых лесов

№ пробной площади	Фитомасса живых деревьев древостоя						Фитомасса нижних ярусов				Всего
	ствол	ветви живые	ветви мертвые	хвоя	шишки	итого	кустарниковый	травяно-кустарничковый	мохово-лишайниковый	итого	
1	$\frac{5.9}{58.4}$	$\frac{1.4}{13.9}$	$\frac{0.2}{2.0}$	$\frac{2.5}{24.7}$	$\frac{0.1}{1.0}$	$\frac{10.1}{100}$	$\frac{1.5}{12.8}$	$\frac{1.7}{14.5}$	$\frac{8.5}{72.7}$	$\frac{11.7}{100}$	21.8
2	$\frac{5.1}{56.7}$	$\frac{1.3}{14.4}$	$\frac{0.3}{3.3}$	$\frac{2.2}{24.5}$	$\frac{0.1}{1.1}$	$\frac{9.0}{100}$	$\frac{5.6}{38.1}$	$\frac{1.6}{10.9}$	$\frac{7.5}{51.0}$	$\frac{14.7}{100}$	23.7
3	$\frac{5.3}{49.6}$	$\frac{1.7}{15.9}$	$\frac{0.3}{2.8}$	$\frac{3.3}{30.8}$	$\frac{0.1}{0.9}$	$\frac{10.7}{100}$	$\frac{1.9}{13.0}$	$\frac{2.2}{15.1}$	$\frac{10.5}{71.9}$	$\frac{14.6}{100}$	25.3
4	$\frac{4.0}{47.6}$	$\frac{1.3}{15.5}$	$\frac{0.1}{1.2}$	$\frac{2.8}{33.3}$	$\frac{0.2}{2.4}$	$\frac{8.4}{100}$	$\frac{1.4}{6.6}$	$\frac{1.5}{7.1}$	$\frac{18.2}{86.3}$	$\frac{21.1}{100}$	29.5

Примечание. Над чертой дроби — тонна на 1 га в абсолютно сухом состоянии, под чертой — процент.

ТАБЛИЦА 4

Физико-химические свойства почв на пробных площадях

№ пробной площади	Горизонт почвы и глубина, см	pH водный	Гидролитическая кислотность	Обменные основания		Степень насыщенности основаниями	C, %	N, %	C : N	Зольность, %
				Ca^{2+}	Mg^{2+}					
			мг-экв на 100 г почвы							
1	T_2 0—4	4.4	56.1	5.9	1.3	11.4	22.8	0.60	38.0	28.50
	T_2 4—8	4.1	43.2	14.5	8.5	34.7	23.0	0.66	34.8	14.38
	T_2 15—20	4.2	62.5	11.0	6.0	21.4		Не определяли		13.60
2	T_1 0—3	4.2	68.1	10.0	10.7	23.3	24.8	0.69	35.9	13.39
	T_1 3—6	3.9	44.2	23.5	4.0	38.4	27.0	0.66	40.9	11.18
	T_2 10—15	3.7	63.8	16.9	9.7	29.4	28.0	1.28	21.9	4.61
3	T_1 0—5	3.2	96.4	9.0	9.0	15.7	28.0	0.36	77.8	6.09
	T_2 5—10	3.2	82.8	14.5	3.5	17.9	30.2	0.45	67.1	2.81
4	T_1 0—5	3.4	94.4	12.0	8.0	13.9	29.2	0.63	46.3	7.29
	T_1 5—10	3.4	84.5	12.0	10.0	20.7	29.6	0.66	44.8	2.07
	T_2 30—40	3.8	74.1	2.0	3.5	6.9		Не определяли		1.76

Причина нейтрализующего и даже мелиорирующего действия загрязнителей на древостой будет ясна, если учесть состав загрязнителей и их косвенное, через почвенный блок, действие. Уже отмечалось, что, помимо двуокиси серы, выбросы электростанции, несмотря на очистительные сооружения, содержат определенное количество зольных элементов. В снеговых водах на пробных площадях № 1 и 2 количество кальция и магния составляет 3—4 мг/л (в контроле 0.6—0.7 мг/л), сульфат-иона — до 5 мг/л (в контроле 1.2 мг/л). В 2—4 раза превышает фоновое и выпадение серы. Влияние ТЭС заметно сказывается на физико-химических свойствах почвы (табл. 4): на единицу повысилась величина pH в верхних горизонтах торфа, значительно снизилась гидролитическая кислотность. В загрязненных почвах возросли количество поглощенных оснований и особенно степень насыщенности почвы основаниями.

При загрязнении резко повышается зольность верхних горизонтов торфа (табл. 4) и изменяется зольный состав. Различия в содержании элементов хорошо выявляются при расчете их запасов в верхнем 10-сантиметровом слое торфа (табл. 5): запасы кальция и серы при загрязнении возросли в 2—3 раза, отчетливо прослеживается возрастание в почве азота и фосфора.

ТАБЛИЦА 5

Запасы элементов в 10 см слое почвы (кг/га)

№ пробной площади	N	P	K	Ca	Mg	S
1	519	174	72	215	24	124
2	402	169	65	261	322	68
3	154	62	42	102	81	46
4	302	82	72	89	147	36

Комплекс перечисленных изменений свидетельствует об очень существенном сдвиге состояния почв при данном типе загрязнения — по сути оно носит характер эвтрофикации. Не вызывает сомнений, что снижение кислотности, возрастание зольности, запасов азота, фосфора, кальция, магния и серы в почве положительно сказывается на работе корневых систем растений загрязненных сообществ, нейтрализует прямое отрицательное действие двуокиси серы на ассимиляционный аппарат.

Представляет интерес проанализировать влияние ТЭС на синузии эпифитных лишайников, испытывающих исключительно атмосферное загрязнение. Полученные материалы свидетельствуют, что флористическое богатство лишайников уменьшилось (главным образом за счет редко встречающихся видов), резко снизилось обилие часто встречающихся видов (табл. 6). Сохранившиеся в зоне загрязнения живые экземпляры лишайников приурочены к наиболее благоприятным для них экологическим нишам: нижним увлажненным частям стволов и корневым лапам деревьев, пням, валежу и т. п. Таким образом, реакция эдифицирующей синузии сосняков и синузий лишайников на данный тип загрязнения различна: древостой реагирует на него незначительными изменениями, тогда как синузии эпифитных лишайников разрушились.

Кустарниковый и травяно-кустарничковый ярусы лесных фитоценозов не претерпели существенных изменений: хлорозы, отмеченные на некоторых видах растений (на голубике, морошке), довольно редки и занимают небольшую площадь листьев, состав и проективное покрытие видов весьма сходны как вблизи ТЭС, так и на удалении от нее (см. табл. 2).

Весьма своеобразной оказалась реакция на загрязнение мохообразных. В противоположность эпифитным лишайникам флористическое богатство мхов при слабом загрязнении увеличивается (табл. 7), что вызвано улучшением трофности субстрата. Вблизи ТЭС появляются виды нарушенных местообитаний (*Ceratodon purpureus*, *Dicranella cerviculata*), увеличивается количество печеночных мхов, менее чувствительных к загрязнению SO_2. Сходное положение отме-

ТАБЛИЦА 6

Состав и встречаемость эпифитных лишайников на пробных площадях

Вид	Местообитание	Встречаемость на пробных площадях			
		1	2	3	4
Bryoria trichodes (Michx.) Brodo et D. Hawksw.	Е, С, Б	·	·	о	о
B. simplicior (Vain.) Brodo et D. Hawksw.	Б, С, Е	·		о	о
B. capillaris (Ach.) Brodo et D. Hawksw.	Б, Е, С	—	—	р	р
Cetraria chlorophylla (Willd.) Vainio	С, Е	—	—	рс	рс
C. pinastri (Scop.) Gray	Б,Е	·	·	рс	рс
C. sepincola (Echr.) Ach.	Б, Е	·	·	рс	о
Evernia mesomorpha Nyl.	С, Е	—	—	р	р
Hypogymnia austerodes (Nyl.) Ras.	С, Б, Е	—	—	р	р
H. bitteri (Lynge) Ahti	С, Б, Е	·	—	рс	р
H. physodes (L.) Nyl.	С, Б, Е	+	+	о	о
Lecanora coilocarpa (Ach.) Nyl.	Б	+	+	рс	рс
Lecidea tornoënsis Nyl.	С, Б	+	+	рс	о
Ochrolechia androgyna (Hoffm.) Arnold	Е, С, Б	·	·	рс	рс
Parmelia sulcata Taylor	Б, Е	·	—	рс	рс
Parmeliopsis aleurites (Ach.) Nyl.	С, Е, Б	—	—	о	о
P. ambigua (Wulfen) Nyl.	С, Б, Е	р	р	о	о
P. hyperopta (Ach.) Arnold	С, Б, Е	+	р	рс	рсо
Usnea sp.	С, Б, Е	—	—	р	р

Примечание. Е, Б, С — породы, на которых преимущественно встречаются виды лишайников; здесь и в табл. 7 характеристики встречаемости лишайников и мохообразных, о — обильно, рс — рассеянно, р — редко, знак плюс — единично, знак минус — вид отсутствует. Точка означает, что лишайники не встречаются на деревьях, но были обнаружены на других субстратах (пнях, валеже и др.).

чено не только в данном районе, но и в иных местах вокруг источников промышленных выбросов (Андреева, 1982).

Сфагновые мхи наиболее чувствительны к загрязнению SO_2. Хотя они обнаруживают различные типы угнетений, само присутствие сфагновых мхов указывает на незначительный характер загрязнения. Наиболее распространенным видом и единственно спороносящим является *Sphagnum angustifolium*, что дает возможность считать его наиболее толерантным к загрязнению SO_2 среди сфагновых мхов. Хлорозы сфагновых мхов отмечены только на ближайших к ТЭС участках, подверженных выпадению твердых частиц; они встречаются у преобладающих здесь *S. magellanicum*, *S. aongstroemii*, *S. angustifolium*, *S. russowii*, *S. nemoreum* (у последнего также наблюдается некроз верхушечных веточек). На изменения условий обитания в сторону эвтрофизации указывает вытеснение мочажинного вида *S. cuspidatum* эвтрофными видами *Warnstorfia fluitans*, *W. h-schulzei*. Измерения показали, что под влиянием загрязнения произошло увеличение прироста зеленых мхов при одновременном резком его снижении у доминантов мохового покрова — сфагновых мхов. Последнее оказало влияние как на общие запасы мохово-лишайникового яруса, так и на изменение соотношений в фитомассе различных ярусов изучавшихся сосняков (см. табл. 3).

Большое значение в предохранении растений нижних ярусов леса от прямого токсичного действия SO_2 имеет снеговой покров, более полугода покрывающий поверхность земли в этих широтах. Это особенно важно для вечнозеленых видов, вегетирующих частично весной и осенью. Эпифитные лишайники, не имеющие такой защиты, подвергаются действию загрязнителей гораздо больший период времени и получают более высокую дозу токсикантов; это обстоятельство наряду с большой чувствительностью многих представителей этой группы растений определяет высокую интенсивность элиминации особей.

Выбросы электростанций привели к некоторому усилению поглощения сосняками и вовлечению в биологический круговорот большинства изучавшихся химических элементов, однако разброс данных оказался слишком велик для вынесения определенных заключений.

ТАБЛИЦА 7

Состав и встречаемость мохообразных на пробных площадях

Вид	Встречаемость на пробных площадях		
	1	2	4
Riccardia latifrons (Lindb.) Lindb.	p	—	p
Ptilidium ciliare (L.) Hampe	pc	—	—
P. pulcherrimum (Web.) Hampe	pc	pc	—
Lepidozia reptans (L.) Dum.	—	o	—
Calypogeia integristipula Steph.	—	p	—
C. muelleriana (Schiffn.) K. Müll.	—	pc	—
C. neesiana (C. Mass. et Car.) K. Müll.	o	—	—
Cephalozia bicuspidata (L.) Dum.	pc	o!	p
C. loitlesbergeri Schiffn.	—	pc	—
C. lunulifolia (Dum.) Dum.	o	o	pc
C. pleniceps (Aust.) Lindb.	o	—	pc
Cephaloziella divaricata (Sm.) Schiffn.	o	pc	—
C. subdentata Warnst.	pc	—	—
Orthocaulis binsteadii (Kaal.) Buch	pc	—	—
O. kunzeanus (Hüb.) Buch	pc	pc	o
Lophozia groenlandica (Nees) Macoun	pc	o	o!
L. jurensis Meyl.	—	—	p
L. longiflora (Nees) Schiffn.	—	—	pc
Gymnocolea inflata (Huds.) Dum.	o	o!	—
Sphenolobus minutus (Schreb.) Berggr.	pc	—	—
Scapania paludicola Loeske et K. Müll.	o	o	—
Mylia anomala (Hook.) S. Gray	pc	pc	pc
Sphagnum magellanicum Brid.	pc	pc	p
S. squarrosum Crome	—	p	—
S. aongstroemii C. Hartm.	p	—	—
S. angustifolium (Russ.) C. Jens.	o	o!	—
S. cuspidatum Hoffm.	p	—	—
S. flexuosum Dozy et Molk	o	pc	pc
S. lindbergii Schimp.	o	—	pc
S. majus (Russ.) C. Jens.	pc	—	—
S. riparium Ångstr.	o	—	—
S. nemoreum Scop.	o	—	—
S. russowii Warnst.	o	pc	pc
Tetraphis pellucida Hedw.	—	o!	—
Polytrichastrum longisetum (Brid.) G. L. Sm.	p!	—	—
Polytrichum commune Hedw.	pc	—	—
P. juniperinum Hedw.	—	pc!	—
P. strictum Brid.	pc!	—	pc
Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid.	p!	—	—
Dicranella cerviculata (Hedw.) Schimp.	p!	pc!	—
Dicranum acutifolium (Lindb. et Arnell) C. Jens.	—	—	pc
D. congestum Brid.	—	pc	o
D. fuscenscens Turn.	p	pc!	—
D. majus Turn.	—	p	pc
Pohlia nutans (Hedw.) Lindb.	pc!	o!	pc!
Warnstorfia fluitans (Hedw.) Loeske	o!	p	—
W. h-schulzei (Limpr.) Loeske	pc!	—	—
Plagiothecium denticulatum (Hedw.) B. S. G.	pc!	—	—
P. succulentum (Wils.) Lindb.	p!	—	—
Ptilium crista-castrense (Hedw.) De Not.	p	—	—
Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt.	o	pc	o
Всего видов	39	27	19

Примечание. Восклицательным знаком обозначено присутствие спорогонов.

Выводы

Многолетняя эмиссия SO_2 и щелочных металлов работающей на угле электростанции вызвала некоторое локальное изменение растительного покрова. В наибольшей мере повреждены (на расстоянии 1—2 км от ТЭС полностью разрушены) синузии эпифитных лишайников; претерпел определенные изменения

моховой покров заболоченных сосняков; влияние загрязнения на структуру и продуктивность молодых древостоев сосны оказалось неощутимым.

Если классифицировать повреждение лесных экосистем по древостою (Smith, 1981), то даже наиболее нарушенные из рассматриваемых нами сосняков будут отнесены к I классу. Состояние мохового покрова на этих же участках может быть отнесено ко II классу, а синузий эпифитных лишайников — к III классу повреждений. Из этого следует, что биологическая классификация повреждения лесных экосистем не может быть основана только на оценке эдифицирующей синузии фитоценоза, она должна базироваться на учете состояния различных компонентов экосистем. Что касается повреждения древостоев, то оно может быть оценено либо на основе классификации W. Smith (1981), либо на основе принципов, используемых в нашей стране («Санитарные правила. . .», 1970; Алексеев, 1982).

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев В. А. Особенности описания древостоев в условиях атмосферного загрязнения. — В кн.: Взаимодействие лесных экосистем и атмосферных загрязнителей. Ч. 1. Таллин: Изд-во АН ЭССР, 1982, с. 97—115. — *Алексеев В. А.*, *Ярмишко В. Т.* О влиянии окислов серы на радиальный прирост лиственницы сибирской на Таймыре. — В кн.: Биологические проблемы Севера. IX Симп. Сыктывкар: Изд-во Коми фил. АН СССР, 1981, с. 159. — *Андреева Е. Н.* Распространение мохообразных в сосновых лесах Мурманской области при атмосферном загрязнении. — В кн.: Взаимодействие между лесными экосистемами и загрязнителями. Тез. докл. первого советско-американского симпозиума по проекту 02.03—21. Таллин: Изд-во АН ЭССР, 1982, с. 111—113. — *Аринушкина Е. В.* Руководство по химическому анализу почв. М.: Изд-во МГУ, 1970. 491 с. — *Кулиев А. Н.* Влияние запыленности на растительность тундры в окрестностях города Воркуты. — Сб. научн. тр. Центр. лаб. охраны природы МСХ СССР. М.: Изд-во МСХ СССР, 1977, № 5, с. 22—28. — *Кулиев А. Н.*, *Лобанов В. А.* Распределение пылевидных загрязнений в окрестностях г. Воркуты. — В кн.: Изменение природной среды в связи с деятельностью человека. М.: Изд-во МСХ СССР, 1978, с. 83—89. — *Санитарные* правила в лесах СССР. М.: Гослесбумиздат, 1970. 16 с. — *Чертов О. Г.* Влияние сернистых загрязнений на лесные почвы. — В кн.: Взаимодействие лесных экосистем и атмосферных загрязнителей. Ч. 2. Таллин: Изд-во АН ЭССР, 1982, с. 101—136. — *Чертовской В. Г.*, *Елизаров Ф. П.*, *Семенов Б. А.*, *Корняк В. С.* Лесорастительные условия и продуктивность предтундровых лесов. — В кн.: Экология таежных лесов. Архангельск: Изд-во Архангельск. ин-та леса и лесохимии, 1978, с. 32—42. — *Smith W. H.* Air pollution and forests. N. Y.: Springer, 1981. 379 p. — *Thomas M. D.*, *Hendricks R. H.*, *Collier T. R.*, *Hill G. R.* The utilization of sulphate and sulphur dioxide for the sulphur nutrition of alfalfa. — Plant Physiol., 1943, vol. 18, p. 345—371.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 18 VI 1984.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 576.16 : 582.26

З. И. Глезер, И. В. Макарова

НОВЫЕ ПОРЯДОК И СЕМЕЙСТВО ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ (*BACCILLARIOPHYTA*)

Z. I. GLEZER, I. V. MAKAROVA. NEWS ORDER AND FAMILY OF DIATOMS (*BACILLARIOPHYTA*)

В классе *Centrophyceae* выделяется новый порядок *Thalassiosirales* с 2 семействами: *Thalassiosiraceae* и новым семейством *Stephanodiscaceae*, включающим 3 рода: *Stephanodiscus*, *Cyclotella* и *Cyclostephanos*.

Еще в тридцатые годы M. Lebour (1930) обратила внимание на морфологические особенности родов диатомовых водорослей *Thalassiosira* Cl., *Coscinosira* Gran, *Lauderia* Cl., *Schroederella* Pav., *Bacterosira* Gran, относимых в системе F. Schütt (1896) и F. Hustedt (1930) не только к разным семействам, но и к разным порядкам — *Discineae* и *Soleniineae*. Она объединила эти 5 родов в самостоятельное сем. *Thalassiosiraceae* Lebour. Его характерными признаками Lebour считала наличие цилиндрических клеток, образующих цепочки, соединенные при помощи шипиков или тяжей (одним или несколькими), выходящих из центральной части створки.

Через 40 с лишним лет, изучая морфологию створок при помощи сканирующего электронного микроскопа (СЭМ), G. Hasle (1973) подтвердила самостоятельность сем. *Thalassiosiraceae*, обнаружив у его представителей своеобразную общую структуру — выросты с опорами. Она расширила объем семейства до 10 родов, включив в него не только морские (*Skeletonema* Grev.), но и пресноводные (*Stephanodiscus* Ehr. и *Cyclotella* Kütz.).

R. Simonsen (1979), так же как и Hasle, основываясь на наличии выростов с опорами на створке, отнес к *Thalassiosiraceae* Lebour emend. Hasle еще 4 рода, поместив это семейство в подпорядок *Coscinodiscineae*.

Сравнительный морфологический анализ представителей сем. *Thalassiosiraceae* и других семейств подпорядка *Coscinodiscineae*, по Simonsen (1979), или порядка *Coscinodiscales*, по З. И. Глезер (1981), позволил установить важные особенности рассматриваемого семейства, резко отличающие его не только от других семейств порядка *Coscinodiscales*, но и от других порядков класса *Centrophyceae*.

Ни у одного из представителей других порядков нет сочетания двух таких важных таксономических признаков, как наличие ареол с велумом на внутренней стороне створки и выростов с опорами. Эти признаки позволяют считать, что развитие родов, входящих в сем. *Thalassiosiraceae*, шло самостоятельным путем, отличным от эволюции других порядков. Строение ареол, как известно, имеет важное значение для выяснения филогенетического родства таксонов (Прошкина-Лавренко, 1974; Глезер, 1983; Николаев, 1984). Выросты с опорами представляют собой своеобразные структуры, по-видимому, многофункционального значения, причем одной из их функций является участие в образовании колоний у рассматриваемой группы родов (Генкал, Макарова, 1984). Указанные особенности позволяют рассматривать роды, входящие в сем. *Thalassiosiraceae*, как особый крупный филум в эволюционном развитии диатомей, соответствующий порядку *Thalassiosirales* Gleser et Makar.

Интересно отметить, что находки первых представителей этого порядка — *Thalassiosira*, *Sceletonema* — относятся к эоцену. Ряд родов — *Lauderia*, *Detonula* Schütt, *Porosira* Jørg., имеющих более сложное строение панциря за счет образования вставочных ободков, появился значительно позднее (конец неогена—антропоген). Помимо приспособлений к колониальному образу жизни, эволюция этого порядка частично шла по пути очень своеобразного приспособления к одноклеточному образу жизни в планктоне (род *Planktoniella* (Wallich) Schütt). Кроме типично морских местообитаний, представители порядка *Thalassiosirales*, по-видимому, с конца олигоцена начали осваивать пресноводные водоемы. С одной стороны, у древних типично морских родов *Thalassiosira*, *Sceletonema* появились отдельные пресноводные виды, с другой — возникли самостоятельные роды: *Stephanodiscus*, *Cyclotella*, *Cyclostephanos* Round. Среди последних только несколько видов рода *Cyclotella* обнаружено в солоноватых водах континентальных водоемов и прибрежных участков морей. Роды *Cyclotella* и *Stephanodiscus*, формирование которых происходило в пресных водах континентальных водоемов в позднем олигоцене, составили особую эволюционную ветвь сем. *Thalassiosiraceae* (Макарова, 1975).

Из морских родов только древний род *Thalassiosira* характеризуется большим видовым разнообразием, остальные в основном более молодые роды (*Bacterosira*, *Detonula*, *Lauderia*, *Minidiscus*, *Cymatotheca*, *Planktoniella*) монотипны или включают небольшое число видов. Для молодых же, преимущественно пресноводных родов *Cyclotella* и *Stephanodiscus*, наоборот, характерна сильная адаптивная радиация, выражающаяся в значительном количестве видов у каждого из них. Ранее указывалось, что сем. *Thalassiosiraceae* в объеме, предложенном Simonsen (1979), носило сборный характер (Караева, Макарова, 1981).

Специфичным морфологическим признаком для большинства представителей родов *Stephanodiscus*, *Cyclotella*, *Cyclostephanos* служит наличие альвеол в прикраевой зоне створок или радиальных гиалиновых лучей, идущих от центра к периферии створок и заканчивающихся шипом у края створки. Кроме того, поверхность створок у них характеризуется тангентальной или концентрической волнистостью. Все эти особенности позволяют говорить не только об экологическом единстве названной группы родов, их родстве и таксономической обособленности, но и о целесообразности выделения этих родов в самостоятельное сем. *Stephanodiscaceae* Makar.

Ниже приводятся описания новых таксонов.

Thalassiosirales Gleser et Makar. ord. nov.

Cellulae colonias filiformes compactas vel flexibiles formantes, aculeolis marginalibus, fultoportulis vel filis exluntibus, conjunctae, raro solitariae. Frustula copulis praedita vel eis destituta. Valvae rotundae, planae, subconvexae, concavae vel tangentaliter vel concentrice undulatae. Areolae loculares vel poroideae, foraminibus in facie exteriore, veloautem in interiore sitis, in seriebus tangentalibus radialibus dispositae vel fasciculatae. Lineae radiales hyalinae ad limbum aculeo terminatae interdum adsunt. In zona peripherica alveolae nonnumquam observantur. Ad marginem vel limbum fultoportulae 2—4 fulcratae anulatim dispositae, centro una ad multas 2—5 fulcratae adsunt. Rimoportula una, rarius nonnullae, in zona marginali vel prope centrum (a margine remotae) observantur.

F a m i l i a t y p i c a — *Thalassiosiraceae*.

Ab aliis ordinibus fultoportulis et areolis, in valvae facie exteriore foraminibus in interiore autem velo praeditis differt.

Клетки образуют плотные нитевидные или гибкие колонии, соединенные непосредственно краевыми шипиками, выростами с опорами или тяжами, выходящими из них, редко клетки одиночные. Панцири со вставочными ободками или без них. Створки круглые, плоские, слегка выпуклые, вогнутые или тангентально или концентрически волнистые. Ареолы локулярные или пороидные с фораменами на наружной поверхности створки и крибрумом на внутренней, расположенные в тангенциальных, радиальных рядах или в пучках. Иногда наблюдаются гиалиновые радиальные линии, заканчивающиеся шипом на за-

гибе. В периферической зоне створки иногда имеются альвеолы. По краю створки или на ее загибе обычно одно кольцо выростов с 2—4 опорами; центральные выросты с опорами от одного до многих: с 2—5 опорами. Двугубый вырост один, реже несколько, в краевой зоне, иногда отступя от края или ближе к центру.

Типовое семейство — *Thalassiosiraceae.*

Отличается от других порядков наличием выростов с опорами и ареолами, имеющими форамены на наружной поверхности и велум на внутренней.

Stephanodiscaceae Makar. fam. nov.

Cellulae solitariae, saepius in catenulas filiformes compactas conjunctae. Frustula a humiliter ad alte cylindrica, cingulis intercalaribus ligulis praeditis. Valvae rotundae, raro ellipticae, tangentaliter vel concentrice undulatae, radiis vel alveolis hyalinis, areolis locularibus externe foraminibus parvis, interne vero cribro forniciformi praeditis notatae, parte centrali ac peripherica structura diversis, rarius similibus. Areolae in series singulas radiales dispositae, prope marginem bi-quinqueseriatae, fasciculatae vel inardinatium dispersae, radio hyalino ad limitem limbi aculeo distinctoterminato vel spatio aspero tuberculato disjunctae. Limbus alveolatus, a facie valvae anteriore structura diversus vel exalveolatus, structura ei valvae similis. Fultoportulae fulcris centro valvae una ad numerosas, in limbo anulatim dispositae; rimoportula plerumque una, in limbo vel in costa alveolae sita, raro paucae.

Typus familiae: genus *Stephanodiscus* Ehr.

Species aquae dulcis, solitariae, mesohalobiae, emortuae et recentes, a fossile oligocaeni notae.

A familia *Thalassiosiraceae* valvae superficie vel interdum circumscriptione aliena, areolarum dispositione, cribro forniciformi, limbo alveolato, tempore nascendi necnon oecologia differt.

Клетки одиночные, чаще соединенные в плотные нитевидные короткие или длинные цепочки. Панцирь от низко- до высокоцилиндрического, с кольцевидными или воротничковидными поясковыми ободками, имеющими лигулы. Хлоропласты — немногочисленные круглые пластинки или в виде зерен. Створки круглые, редко эллипсоидные, тангентально или концентрически волнистые, реже плоские, с радиальными гиалиновыми лучами или аьвеолами по краю створки. Ареолы локулярные с небольшими фораменами, слегка втянутыми в стенку наружной поверхности створки, и куполообразным крибрумом на внутренней поверхности. Центральная и периферическая части створки с одинаковой или различной структурой. Центр створки с несколькими рассеянными или плотно расположенными ареолами, иногда окруженными маленьким гиалиновым кольцом, или бесструктурный. На выпуклой или вогнутой поверхностях створки ареолы расположены без особого порядка, или одинарные радиальные ряды ареол, начинающиеся от центра, группируются в 2—5 рядов, редко до 8, образуя в периферической зоне пучки. Пучки ареол разделены гиалиновыми лучами, заканчивающимися на границе лицевой поверхности створки и загиба крупным шипом; если лучи отсутствуют, поверхность створки между ареолами неровная, бугристая, иногда с мелкими шипиками. Загиб створки отчетливый, имеющий структуру, одинаковую с лицевой поверхностью створки или отличающуюся от нее, с альвеолами или без них. Наружная поверхность альвеол состоит из мелких перфораций, расположенных в прямых или косопересекающихся рядах, разделенных на некотором расстоянии гиалиновыми полосками на наружной поверхности створок, а на внутренней имеют перегородки в виде ребер. Краевые выросты с опорами образуют кольцо на загибе створки, при наличии шипов находятся ниже. Центральные выросты с опорами, от одного до многочисленных, расположены беспорядочно, образуют полукольцо или кольцо. На наружной поверхности створки они заканчиваются отверстием или едва выступающей трубкой, а на внутренней ее поверхности — очень маленькой трубкой с 2—3 сопутствующими порами. Двугубый вырост обычно один, находится на загибе, иногда на одном из ребер альвеолы или отступя от него на поверхности створки; редко, когда двугубых выростов

несколько. Внутренняя щель их ориентирована радиально или под углом, на наружной поверхности заканчивается мало заметным отверстием.

Тип семейства: род *Stephanodiscus* Ehr.

Виды пресноводные, единично солоноватоводные, вымершие и современные, известные с олигоцена.

Помимо типового рода, семейство включает еще роды *Cyclotella* и *Cyclostephanos*, последний по морфологическим признакам, вероятно, можно рассматривать как промежуточный род между двумя другими родами этого семейства. Отличается от сем. *Thalassiosiraceae* рельефом поверхности створок, характером расположения ареол, наличием альвеол или гиалиновых радиальных лучей, куполообразным крибрумом у ареол, более поздним временем возникновения, экологией.

ЛИТЕРАТУРА

Генкал С. И., Макарова И. В. О роли подпертых выростов в жизнедеятельности водорослей из рода *Thalassiosira* Cl. (*Bacillariophyta*). — Нов. сист. низш. раст., 1984, т. 21, с. 9—12. — *Глезер З. И.* К разработке новой классификации диатомовых водорослей. — В кн.: Систематика, эволюция, экология водорослей и их значение в практике геологических исследований. Киев: Наук. думка, 1981, с. 108—110. — *Глезер З. И.* Таксономическая значимость признаков у диатомовых водорослей в свете разработки новой классификации *Bacillariophyta*. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 8, с. 993—1002. — *Диатомовый* анализ. Кн. 2. Госгеолиздат, 1949. 233 с. — *Караева Н. И., Макарова И. В.* (*Рец.*). *R. Simonsen*. The diatom system: ideas on phylogeny. — Bacillaria, vol. 2. Braunschweig, 1979. (*Р. Симонсен*. Система диатомовых водорослей: мысли о филогении. 1979). — Бот. журн., 1981, т. 66, № 4, с. 601—610. — *Макарова И. В.* О систематическом положении рода *Thalassiosira* и филогении семейства *Thalassiosiraceae* Lebour emend. Hasle. — Бот. журн., 1975, т. 60, № 10, с. 1413—1420. — *Николаев В. А.* О значении строения ареол для таксономии диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*). — Бот. журн., 1984, т. 69, № 8, с. 1040—1046. — *Прошкина-Лавренко А. И.* Принципы систематики диатомовых водорослей. — В кн.: Диатомовые водоросли СССР. Ископаемые и современные. I. Л.: Наука, 1974, с. 45—49. — *Hasle G. R. Thalassiosiraceae*, a new diatom family. — Norw. J. Bot., 1973, vol. 20, N 1, p. 67—69. — *Hustedt F. Bacillariophyta* (*Diatomeae*). — In: A. Pascher's die Süss-Wasser-Flora Mitteleuropas. Jena, 1930, Bd 10. 466 S. — *Lebour M. V.* The planctonic diatoms of northern seas. — Ray Soc. Publ., 1930, N 116, p. 1—244. — *Schütt F. Bacillariales* (*Diatomeae*). — In: *Engler A., Prantl K.* Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig: Engelmann, 1896, Bd 1, S. 31—150. — *Simonsen R.* The diatom system: ideas on phylogeny. — Bacillaria, 1979, vol. 2, p. 9—71.

Всесоюзный научно-исследовательский геологический институт,
Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 26 VII 1985.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (571.651)

Н. А. Секретарева

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В КУТОВОЙ ЧАСТИ БУХТЫ ПЕНКИГНЕЙ (ЧУКОТСКИЙ ПОЛУОСТРОВ)

N. A. SEKRETAREVA. FLORISTIC FINDINGS IN THE PENKIGNEY BAY, CHUKOTKA PENINSULA

Продолжение флористических исследований в бухте Пенкигней летом 1984 г. позволило обнаружить 2 новых вида, ранее не приводившихся (или ошибочно приводившихся) для Чукотки. Из них гибридогенный вид *Gymnocarpium* × *intermedium* впервые отмечается для арктических районов СССР. Приводятся сведения о видах, впервые или повторно найденных в районе бухты Пенкигней, но в целом редких или ограниченно распространенных на Чукотском п-ове. Кратко обсуждается ботанико-географическое значение новых находок.

Летом 1984 г. в кутовой части бухты Пенкигней мы проводили геоботанические работы по изучению кустарниковых сообществ; наряду с ними были продолжены флористические и ботанико-географические исследования данного района. Бухту Пенкигней, представляющую собой один из крупных фиордов в юго-восточной части Чукотского п-ова (в 50 км к северу от пос. Провидения), неоднократно посещали ботаники, в том числе и сотрудники лаборатории Крайнего Севера Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Как кратковременные, так и более длительные исследования в этом районе дали много интересных флористических находок, что нашло свое отражение в ряде публикаций (Тихомиров, Гаврилюк, 1966; Юрцев и др., 1972, 1973, 1978; Катенин, 1980). Общие природные условия района достаточно подробно охарактеризованы в работе А. Е. Катенина (1980).[1] Но необходимо еще раз подчеркнуть, что благодаря своеобразному климату в глубине бухты общий облик растительности заметно отличается от такового близлежащих территорий, открытых морским ветрам. Это прежде всего выражается в значительной роли кустарниковых сообществ в ландшафте. Именно здесь получили наибольшее распространение высокие (2—3 м) заросли ольховников на склонах южных экспозиций, а в долинах горных рек и нижних частях склонов сопок — крупные массивы ивняков. Значительную роль в растительном покрове на склонах сопок, по берегам горных ручьев и на речных террасах, как и в других районах на востоке Чукотского п-ова, играют сообщества с доминированием или содоминированием мезофильных трав — луга, тундровые луговины и луговинные тундры. Неудивительно, что во флоре кутовой части бухты Пенкигней обильно представлены бореальные (4.7 %), аркто-бореальные (11 %) и особенно гипоарктические (25.7 %) виды, хотя они и не составляют во флоре абсолютного большинства (41.4 %). Многие бореальные и гипоарктические виды присутствуют в ряде сообществ не только постоянно, но и в значительном обилии; нередко они содоминируют в травяно-кустарничковом ярусе ольховников (*Cystopteris montana* (Lam.) Desv., *Pyrola minor* L., *Lycopodium pungens* (Desv.) La Pyl. ex Iljin, *Trientalis europaea* L., *Linnaea borealis* L.) и в луговых группи-

[1] Район наших работ располагался в непосредственной близости от окрестностей долины р. Песцовой, обследованной Катениным.

ровках (*Geranium erianthum* DC., *Botrychium boreale* Milde, *Rubus arcticus* L., *Chamerion angustifolium* (L.) Holub, *Galium boreale* L.).

Ниже с некоторыми комментариями перечислены наиболее интересные флористические находки 1984 г. Отдельные, преимущественно бореальные, виды, отмеченные ранее из района бухты Пенкигней, приводятся повторно как редкие для Чукотки.

Gymnocarpium×*intermedium* Sarvela.[2] — Впервые найден на Чукотке и является новым видом для арктических районов СССР. Встречен однажды в верхней части крутого юго-восточного склона сопки (выше полосы ольховников) среди каменистых россыпей горных пород, обогащенных кальцием, под останцами. Растение корневищное, образует небольшую куртинку. Форма сегментов и железистость вай у этого гибридогенного вида промежуточная между родительскими видами, споры темно-бурые, недоразвитые.

Впервые этот гибридогенный вид описал J. Sarvela (1978) из района Утсойоки Северной Финляндии. Кроме Финляндии, этот вид автор приводит для Канады (район Онтарио) и для СССР (район Тобольска). В другой работе Sarvela (1980) указывает, что данный гибридогенный вид более обычен и обилен в Финляндии, чем его предполагаемые родители, а в Канаде нередко встречается и без родительских форм. Отчасти автор это объясняет тем, что растения могут воспроизводиться апомиктически. Согласно предварительным исследованиям, проведенным в Канаде M. Britton (Sarvela, 1980), оба родительских вида — тетраплоиды, тогда как *G.*×*intermedium* — триплоид. В этой же работе приводятся новые данные о географическом распространении вида в Канаде и на Аляске. В Канаде он отмечается в южных (Онтарио, Манитоба, Саскачеван) и северо-западных (Юкон, Северные территории) провинциях, а на Аляске — для берингийского побережья (залив Скаммон), хр. Брукса (р. Коюкук) и района Фербенкса. Нахождение этого бореально-монтанного вида в районе бухты Пенкигней значительно расширяет его ареал. Возможно, как и американские виды тополя и калины (Катенин, 1980), он сохранился в исследуемом нами районе с конца плейстоцена, когда существовал Берингийский мост суши (Юрцев, 1976).

Для юго-востока Чукотского п-ова E. Hultén (1968) приводит также *Gymnocarpium robertianum* (Hoffm.) Newm. и *G. dryopteris* (L.) Newm. Однако произрастание первого вида сомнительно, а указание его для юго-востока полуострова, вероятно, основано на недоразумении (Юрцев, Коробков, 1979). Второй вид был найден в окрестностях горячих ключей в долине р. Гильмимливеем (Юрцев и др., 1975) и не отмечен в юго-восточной части полуострова при повторных посещениях. Таким образом, на сегодняшний день для востока Чукотского п-ова несомненно произрастание только двух видов из рода *Gymnocarpium*: *G. dryopteris* (р. Гильмимливеем) и *G.*×*intermedium* (кутовая часть бухты Пенкигней). Кроме них, на Чукотке в Анадырском районе, преимущественно в подзоне крупных стлаников, произрастает третий вид из этого рода *G. continentale* (V. Petrov) Pojark.

Cystopteris montana (Lam.) Desv. — Неоднократно отмечался на востоке Чукотского п-ова под пологом ив на южных склонах сопок в долинах ручьев. На северо-западном побережье бухты Пенкигней (долина р. Песцовой, кутовая часть бухты) произрастает в травяных ольховниках на юго-восточных склонах сопок. Вид встречается в большом обилии, нередко образует чистые синузии под пологом ольховника, особенно по периферии кустов.

Botrychium boreale Milde. — На Чукотском п-ове отмечался для Чаплинских горячих ключей (Толмачев, 1960; Тихомиров, Гаврилюк, 1966). Однако, по мнению Юрцева с соавторами (1975), приводимые под этим названием образцы скорее представляют собой нетипичную форму *B. lunaria* (L.) Sw., более обычного и шире распространенного вида. Новые находки несомненно относятся к *B. boreale*, который пополнит список флоры Чукотки. Вид обильно произрастает в луговых сообществах по берегам горных ручьев и склонам на-

---

[2] Вид определен А. Е. Бобровым, которому автор выражает искреннюю благодарность за помощь и ценные советы. Им же подтверждены определения и всех остальных видов сосудистых споровых.

горных террас на юго-восточных склонах сопок. Встречается в злаково-разнотравных луговинах на юго-западном склоне приморской цокольной террасы.[3] Особенно хорошо растения заметны в конце августа, когда вайи *B. boreale* приобретают желтую окраску.

Botrychium lunaria (L.) Sw. — Более широко распространенный вид на востоке Чукотского п-ова. Обычен в луговых сообществах южных склонов, но в отличие от предыдущего вида встречается и в разнотравно-дриадовых луговинных тундрах вблизи крупных снежников на юго-восточном склоне сопки. Нередок в кустарниковых сообществах в пойме реки и на каменистых конусах выноса временных водотоков.

Lycopodium clavatum L. subsp. *monostachyon* (Grev. et Hook.) Selander (=*L. lagopus* (Laest.) Zinserl. ex Kuzen.). — Редкое растение в Чукотской тундре, известное только из немногих мест юго-восточной части полуострова и южной Чукотки. Встречен однажды в средней части юго-восточного склона сопки в гемихионофитных разнотравно-кустарничково-филлодоциевых тундрах. В этих же тундрах очень обычен *L. alpinum* L., который нередко содоминирует в нивальных тундрах средних и нижних частей склонов сопок. Изредка вместе с ним встречается *L. pungens* (Desv.) La Pyl. ex Iljin, более обильно произрастающий в зарослях ольховников, преимущественно в верхних частях склонов сопок.

Equisetum pratense L. — Постоянно встречается в нижних частях склонов сопок в разнотравно-дриадово-кассиоповых тундрах, реже — в кустарничково-голубичных. Обычен также на сусликовинах и по берегам ручьев.

Triglochin palustre L. — В районе бухты найден вторично. Обильно произрастает в сырых засоленных злаково-осоковых маршах по берегу бухты. Встречается относительно редко, на полуострове чаще всего приурочен к выходам термальных источников, карбонатным водотокам и к полосе влияния морских приливов.

Hierochloë odorata (L.) Beauv. subsp. *arctica* (C. Presl) Tzvel. — Изредка встречается вблизи берега бухты. Обычен в луговинах на юго-западном склоне приморской цокольной террасы, доминирует в ивково-разнотравно-злаковой тундре по берегу бухты. Характерен для известьсодержащих почвообразующих пород.

Calamagrostis purpurascens R. Br. — Континентальный вид, более характерен для западных районов Чукотки. В районе бухты отмечался неоднократно в местах выходов обогащенных кальцием пород. Очень обычен на сухих склонах южных экспозиций, обильно произрастает на скалистых останцах и щебнистых осыпях в верхней части юго-восточного склона сопки.

Poa pratensis L. — В районе бухты отмечается вторично. Найден однажды в разнотравно-злаковых луговинах по берегу ручья у подножия шлейфа сопки южной экспозиции.

Scirpus maximowiczii Clarke. — Впервые отмечается для района бухты. Встречен однажды на седловине вдоль водотока в разнотравно-осоково-дриадовой тундре.

Carex hepburnii Boott. — Преимущественно американский континентальный вид. Изредка встречается в сухих разнотравно-дриадовых тундрах на выходах карбонатных пород в верхних частях склонов сопок.

C. eleusinoides Turcz. ex Kunth. — Впервые отмечается для района бухты. Найден однажды на илистых отложениях по берегу протоки в устье р. Катлярен.

C. norvegica Retz. — Впервые отмечается для района бухты. В небольшом обилии произрастает в сырых осоково-пушицево-моховых тундрах у подножий склонов сопок и на их шлейфах.

C. ramenskii Kom. — Литоральный вид, впервые найденный в районе бухты. Очень обычен в сырых засоленных злаково-осоковых маршах по берегу бухты. Встречается чаще и обильнее, чем *C. subspathacea* Wormsk. ex Hornem.

Luzula parviflora (Ehrh.) Desv. subsp. *melanocarpa* (Michx.) Tolm. — Редкое растение на юго-востоке Чукотского п-ова, известное ранее только из долины

---

[3] Именно здесь во время геоботанического описания впервые вид был найден и собран студенткой ЛГУ О. В. Хитун.

р. Гетлянен, где вид обычен в пойменных ольховниково-ивовых зарослях. В районе бухты Пенкигней встречен в разнотравно-злаковой тундре на речной террасе по берегу р. Катлярен близ ее устья. В южной части Чукотского п-ова вид был также отмечен Катениным в луговинах у подножия речной террасы в зоне влияния горячих источников в долине р. Синейвеем (1983 г.) и на горячих ключах у лагуны Имтук к северо-востоку от пос. Сиреники (1984 г.).

Salix saxatilis Turcz. ex Ledeb. — Континентальный вид, вторично найден в районе бухты. Встречен однажды на сухой галечной пойменной террасе горной речки.

Alnus fruticosa Rupr. — Фоновое растение на средних и нижних частях склонов сопок. Большие массивы высоких (2—3 м) травяных ольховников расположены на южных и юго-восточных склонах, более низкорослые (1—1.5 м) и бедные редкотравные мохово-лишайниковые или мертвопокровные ольховники встречаются на восточных и западных склонах горных распадков. Отдельные небольшие куртины разнотравно-дриадово-моховых ольховников представлены на северных склонах сопок вблизи устья р. Катлярен. В юго-восточной части Чукотского п-ова кутовая часть бухты Пенкигней вместе с долиной р. Гетлянен являются районом наиболее мощного развития ольховников.

Claytonia tuberosa Pall. ex Schult. — Впервые отмечается для района бухты. Изредка встречается на пятнах суглинка среди сырых бугорковатых осоковых тундр в устье р. Катлярен.

Moehringia lateriflora (L.) Fenzl. — Вид массово встречается в травяных ольховниках на юго-восточных склонах сопок, вне их не найден.

Aconitum delphinifolium DC. subsp. *delphinifolium*. — Редкий американский вид, отмеченный в Азии только на востоке Чукотского п-ова. Встречается относительно редко в зарослях ольховника на склонах сопок.

Batrachium trichophyllum (Chaix) Bosch subsp. *lutulentum* (Perrier et Song.) Janch. ex Petrovsky. — Впервые найден в районе бухты. Встречен однажды в устье р. Песцовой на дне небольшого водоема.

Ranunculus grayi Britt. — Редкий на востоке полуострова континентальный вид, отмечавшийся и ранее для района бухты. Найден нами на крутых щебнистых склонах в верхней части сопки.

Papaver detritophilum Petrovsky.[4] — Чукотский арктический вид, дважды отмеченный в районе бухты. Очень обилен на пойменных галечниках горных рек и в долине р. Песцовой. Реже встречается на береговых обрывах в горных распадках, на вершинах сопок в куртинных дриадовых тундрах.

Draba palanderiana Kjellm. — Встречается изредка на береговых обрывах в горном распадке в местах выхода карбонатных пород.

D. subcapitata Simm. — На полуострове редкий арктический вид. Найден на останцах и осыпях в верхней части склона сопки с редкотравными группировками растительности.

Saxifraga arctolitoralis Jurtz. et Petrovsky. — Чукотский литоральный вид, вторично отмечается для района бухты. Достаточно обильно произрастает на открытых галечниках по берегу бухты вместе с другими галофитами.

S. davurica Willd. — Впервые отмечается для района бухты. Обильно произрастает на солифлюкционных полосах в сырых эвтрофных тундрах.

Chrysosplenium wrightii Franch. et Savat. — Вид, в целом редкий на побережье Берингова пролива, впервые собран в окрестностях бухты. Найден на вершине сопки на солифлюкционных полосах среди куртинной разнотравно-дриадовой тундры.

Ribes triste Pall. — Очень обильно произрастает в травяных ольховниках на юго-восточных склонах сопок, вне их не встречен.

Potentilla crebridens Juz. subsp. *hemicryophila* Jurtz. — Преимущественно континентальный восточно-сибирский вид, крайне редкий на востоке Чукотского п-ова. Впервые отмечен для района бухты Пенкигней, хотя не исключено, что некоторые растения, определявшиеся ранее как *P. nivea* L. s. l., относятся к этому же виду. Произрастает на крутых щебнистых юго-восточных склонах

---

[4] Новый вид для Чукотки, подробное описание которого дано в работе В. В. Петровского (1985).

сопок, встречается также на останцах и по сухим руслам горных рек и ручьев на конусах выноса. Здесь же отмечены гибридные формы *P. crebridens* × *P. nivea*.

P. × *gorodkovii* Jurtz. — Вторично отмечается для района бухты. Данный гибридогенный вид собран совместно с *P. crebridens* s. l. и *P. villosula* Jurtz. на конусе выноса горного ручья в средней части склона сопки в сухих разреженных группировках растительности.

Astragalus schelichowii Turcz. — Восточно-сибирский континентальный пойменный вид, ранее найденный на востоке Чукотского п-ова только в долине р. Песцовой. В районе наших исследований изредка встречается на пойменных галечниках горной реки при выходе ее из горного распадка на приморскую равнину (в 4 км к западу от бухты).

Oxytropis leucantha (Pall.) Bunge subsp. *tschukotcensis* Jurtz. — Восточно-сибирский континентальный вид, отмечавшийся ранее для района бухты. Изредка встречается в верхних частях склонов сопок в разнотравно-дриадовых тундрах, преимущественно на известьсодержащих породах.

Geranium erianthum DC. — Впервые был найден изолированно в юго-восточной части Чукотского п-ова в долине р. Песцовой Катениным (1980). Мы отмечаем этот вид вторично. Он обильно произрастает в луговых сообществах по берегам горных ручьев, сусликовинам, у подножий нагорных террас на юго-восточных склонах сопок, где нередко выступает как содоминант. Встречается в зарослях *Salix alaxensis* Cov. на конусах выноса горных ручьев, но в целом для кустарниковых сообществ не характерен.

Empetrum sibiricum V. Vassil. — Редкий бореальный вид, приводящийся для немногих точек Чукотского п-ова. В районе бухты отмечается впервые. Встречен однажды на сухой приморской террасе в злаково-кустарничково-шикшевой тундре.

Pyrola minor L. — Массовое растение на юго-восточных склонах сопок. Обильно произрастает в травяных ольховниках, реже — в ивняках по шлейфам вдоль водотоков и на конусах выноса горных ручьев. Вид обычен в гемихионофитных плауново-рододендроново-филлодоциевых тундрах в нижних частях склонов сопок и на луговинах по склонам нагорных террас.

Trientalis europaea L. — Очень обычен в травяных ольховниках или в окаймляющих их зарослях *Salix pulchra* Cham. на юго-восточных склонах сопок. Изредка попадается на сусликовинах.

Pedicularis lapponica L. — Редкий вид в районе Берингова пролива, ранее не отмечался в окрестностях бухты. Обычен на пологих склонах в шикшево-голубичных тундрах с черником, преимущественно в нижних частях склонов сопок и на их шлейфах.

Boschniakia rossica (Cham. et Schlecht.) B. Fedtsch. — Найден однажды в зарослях ольховника на восточном склоне сопки.

Pinguicula spathulata Ledeb. — Редкое растение на полуострове, в районе бухты найдено впервые. Встречен однажды в пушицево-осоковой тундре на сыром шлейфе сопки на сфагновых кочках.

Linnaea borealis L. — Очень обычен на юго-восточных склонах сопок в травяных ольховниках и луговинах. Нередко обилен в нижних частях склонов в разнотравно-кустарничковых гемихионофитных тундрах.

Antennaria atriceps Fern.[5] — Преимущественно американский вид, встречающийся спорадично на Чукотке. Несколько напоминает *A. friesiana* (Trautv.) Ekman, но больше похож на *A. alpina* (L.) Gaertn. От *A. friesiana* прежде всего отличается тонкими распростертыми побегами с горизонтальными корневищами, образующими рыхлую дерновину. Обычно встречается в местах залеживания снега. Опушение на листьях довольно рыхлое, иногда отсутствует с верхней стороны. Молодые растения с однокорзиночными генеративными побегами внешне схожи с *Antennaria monocephala* DC., однако чаще на цветоносах имеются 2—3 корзинки, образующие рыхлое соцветие. Внутренние листочки обертки от оливково-зеленых до черновато-бурых, длиннозаостренные. Возможно,

[5] Все виды рода *Antennaria* определены В. В. Петровским, которому автор выражает искреннюю благодарность.

что распространение *A. atriceps* на Чукотке шире, чем предполагается. Вероятно, его нередко путают с другими видами и прежде всего с *A. monocephala*. В районе бухты вид очень обычен в нивальных тундрах у подножий снежников на пологих склонах сопок, нередок в ивняках из *Salix alaxensis* на конусах выноса горных ручьев.

A. alaskana Malte. — Американский арктический вид, редкий на востоке Чукотского п-ова. Впервые отмечается для района бухты. По своему облику и экологии вид является промежуточным между *A. friesiana* и *A. compacta* Malte. От *A. friesiana* он отличается более широкими листочками обертки и ланцетно-лопатчатыми листьями, плотноопушенными короткими прижатыми волосками; имеет, помимо женских, и мужские растения. Произрастает преимущественно на известьсодержащих субстратах. В целом вид очень обычен в кутовой части бухты Пенкигней и, вероятно, замещает здесь *A. friesiana* в разнотравно-кустарничково-шикшевых и шикшево-голубичных тундрах в нижних частях склонов сопок, по шлейфам, на сухой приморской террасе. Значительно чаще в районе бухты встречается другой американский вид — *A. compacta*, предпочитающий выходы известьсодержащих пород. В кутовой части бухты он обычен на крутых каменисто-щебнистых склонах юго-восточной экспозиции, на конусах выноса горных ручьев в сухих злаково-разнотравно-дриадовых тундрах с *Salix glauca* L., в верхней части склонов сопок в разнотравно-дриадовых тундрах.

Senecio subfrigidus Kom. — Изредка встречается в редкотравных ольховниках на восточном склоне сопки, более обычен на надпойменной террасе горной реки в ивняках *Salix pulchra*.

Taraxacum korjakorum Charkev. et Tzvel. — Найден на каменистых склонах останца на вершине сопки, попадается в поймах горных речек.

T. kamtschaticum Dahlst. — Встречен однажды в пойменном ивняке.

Кратко остановимся на значении флористических находок в кутовой части бухты Пенкигней.

1. Найдены 2 вида новых для Чукотки. *Gymnocarpium* × *intermedium* впервые отмечается и для арктических районов СССР. Наиболее вероятно его проникновение в район бухты из лесных районов Аляски на заключительном этапе существования Берингийского моста суши. *Botrychium boreale*, ранее ошибочно приводившийся для окрестностей Чаплинских ключей, в значительном обилии встречен в кутовой части бухты.

2. Повторно отмечены достаточно редкие на Чукотском п-ове восточно-сибирские и амфиберингийские континентальные виды, в том числе и найденные ранее только в долине р. Песцовой. Часть из них приурочена в данном районе к хорошо прогреваемым верхним частям склонов сопок южных экспозиций. Особенно обильно они встречаются на крутых каменистых и щебнистых склонах, нередко с выходами известьсодержащих горных пород (*Calamagrostis purpurascens*, *Carex hepburnii*, *Ranunculus grayi*, *Potentilla crebridens* subsp. *hemicryophila*, *P.* × *gorodkovii*, *Oxytropis leucantha* subsp. *tschukotcensis*, *Antennaria alaskana*, *A. compacta*). На пойменных галечниках найдены характерные для речных долин континентальных районов *Salix saxatilis* и *Astragalus schelichowii*. Впервые в районе бухты встречен редкий на полуострове вид *Pinguicula spathulata*.

3. Местонахождения значительной части отмеченных нами бореальных и гипоарктических видов (*Cystopteris montana*, *Botrychium boreale*, *B. lunaria*, *Lycopodium clavatum* subsp. *monostachyon*, *L. pungens*, *Equisetum pratense*, *Triglochin palustre Hierochloë odorata* subsp. *arctica*, *Poa pratensis*, *Luzula parviflora* subsp. *melanocarpa*, *Alnus fruticosa*, *Moehringia lateriflora*, *Ribes triste*, *Geranium erianthum*, *Empetrum sibiricum*, *Pyrola minor*, *Trientalis europaea*, *Boschniakia rossica*, *Linnaea borealis*, *Senecio subfrigidus*, *Taraxacum kamtschaticum*) на востоке и юго-востоке Чукотского п-ова достаточно удалены от более южных районов их распространения в Азии. Вероятно, в последний раз на Чукотку многие из них могли проникнуть со стороны Аляски, либо с южного побережья Берингийского моста суши (Юрцев и др., 1972, 1975). Вместе с ними сюда могли попасть и некоторые американские виды, ныне ограниченно распространенные на полуострове и в районе бухты (*Aconitum delphinifolium* subsp. *delphinifolium*),

в том числе и американские древесные виды — тополь и калина (Катенин, 1980). Относительная активность данных видов в кустарниковых и луговых сообществах свидетельствует о благоприятных условиях для их произрастания в бухте Пенкигней.

4. Впервые для района бухты приводятся аркто-альпийские и гипоарктические виды, в целом не редкие, но встречающиеся на полуострове нерегулярно (*Scirpus maximowiczii*, *Carex eleusinoides*, *C. norvegica*, *Claytonia tuberosa*, *Batrachium trichophyllum* subsp. *lutulentum*, *Saxifraga davurica*, *Chrysosplenium wrightii*, *Pedicularis lapponica*, *Antennaria atriceps*, *Taraxacum korjakorum*), а также литоральный аркто-бореальный вид *Carex ramenskii* и некоторые арктические виды, имеющие спорадическое распространение на полуострове (*Papaver detritophilum*, *Draba palanderiana*, *D. subcapitata*, *Saxifraga arctolitoralis*).

ЛИТЕРАТУРА

Катенин А. Е. Американские виды *Populus balsamifera* L. (*Salicaceae*) и *Viburnum edule* (Michx.) Rafin. (*Caprifoliaceae*) на юго-востоке Чукотского полуострова. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 3, с. 414—421. — *Петровский В. В.* Три новых вида рода *Papaver* (*Papaveraceae*) с северо-востока Азии. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 1, с. 113—117. — *Тихомиров Б. А., Гаврилюк В. А.* К флоре Беринговского побережья Чукотского полуострова. — В кн.: Растения севера Сибири и Дальнего Востока. М.; Л.: Наука, 1966, с. 58—79. — *Толмачев А. И.* Арктическая флора СССР. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 103 с. — *Юрцев Б. А.* Проблемы позднекайнозойской палеогеографии Берингии в свете ботанико-географических данных. — В кн.: Берингия в кайнозое. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976, с. 101—120. — *Юрцев Б. А., Баландин С. А., Катенин А. Е. и др.* Флористические находки на Центральной, Восточной и Южной Чукотке (1974 и 1976 гг.). — Бот. журн., 1978, т. 63, № 5, с. 625—636. — *Юрцев Б. А., Жукова П. Г., Плиева Т. В. и др.* Интересные флористические находки на востоке Чукотского полуострова. III. — Бот. журн., 1975, т. 60, № 2, с. 233—247. — *Юрцев Б. А., Кожевников Ю. П., Нечаев А. А.* Интересные флористические находки на востоке Чукотского полуострова. — Бот. журн., 1972, т. 57, № 7, с. 765—778. — *Юрцев Б. А., Коробков А. А.* Флористические находки в бассейне Анадыря (1977 г.). — Бот. журн., 1979, т. 64, № 5, с. 609—622. — *Юрцев Б. А., Секретарева Н. А., Сытин А. К.* Интересные флористические находки на востоке Чукотского полуострова. II. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 12, с. 1742—1753. — *Hultén E.* Flora of Alaska and neighbouring territories. Standford, 1968. 1008 p. — *Sarvela J.* A synopsis of the fern genus *Gymnocarpium*. — An. Bot. Fen., 1978, vol. 15, p. 101—106. — *Sarvela J.* *Gymnocarpium* hybrids from Canada and Alaska. — An. Bot. Fen., 1980, vol. 17, p. 292—295.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 18 III 1985.

УДК 582.893

Бот. журн., т. 71, № 5

Г. К. Торосян

CEPHALANTHERA KURDICA И *EPIPACTIS PERSICA* (*ORCHIDACEAE*) — НОВЫЕ ВИДЫ ДЛЯ ФЛОРЫ СССР

G. K. TOROSJAN. *CEPHALANTHERA KURDICA* AND *EPIPACTIS PERSICA* (*ORCHIDACEAE*) — NEWS SPECIES FOR THE FLORA OF THE USSR

Приводятся два новых для флоры СССР вида — *Cephalanthera kurdica* и *Epipactis persica*, собранные на территории Армянской ССР.

Cephalanthera kurdica Bornm. et Kränzl. 1895, Bull. Herb. Boiss. 3 : 143; I. Renz, 1978, in Rechinger, Fl. Iranica, 126 : 24; I. Renz and G. Taubenheim, 1984, in P. H. Davis, Fl. Turkey, 8 : 458.

Тип: [Iraq] Kurdistania: (Assyria orient.). In montis Kuh Setin reg. infer. ad pagum Schaklava (ditionis Esbil), 1100—1200 m, 27 V 1893, Bornmüller 1833 B.

Вид впервые собран А. А. Гроссгеймом 31 V 1923 г. в Мегринском р-не (рис. 1), между селами Варгавар и Личкваз, и определен Е. И. Бордзиловским



Рис. 1. Распространение *Cephalanthera kurdica* (*1*) и *Epipactis persica* (*2*) в Армянской ССР.

как *C. rubra* (L.) Rich. (ERE 18 823). В последующие годы там же вид собирался как *C. epipactoides* Fisch. et C. A. Mey. И. И. Карягиным 29 VI 1934 (BAK), А. Г. Долухановым 26—31 V 1947 (ERE 40 011, 40 012).

За последние 10 лет вид собирался в Мегринском флористическом районе четырежды: В. Манакяном 30 V 1971 (ERE 118 903, 118 990), А. Сагателян 1 VII 1978 (ERE 124 008), Т. Поповой и др. 3 VI 1980 (LE 317) и Г. Оганезовой и Г. Торосяном 7 VI 1982 (ERE 118 905). *C. kurdica* — малоазийский элемент, приурочен к разреженным дубнякам, сухим щебнистым, известняковым склонам нижнего и среднего горных поясов.

Растение 10—70 см выс. (рис. 2). Стебель прямостоячий, слегка извилистый. Нижние стеблевые листья (1—3) влагалищные, с несильно развитой листовой пластинкой, средние — эллиптические или яйцевидно-ланцетные, до 5 см дл., постепенно переходящие в прицветные. Соцветие удлиненное, до 40 см дл., с осью, часто покрытой мельчайшими сосочковидными волосками, много- или малоцветковое. Цветки ярко-розовые (редко беловатые). Наружные листочки околоцветника продолговато-ланцетные, слегка развернутые, до 25 мм дл., внутренние — узкопродолговатые, короче чашелистиков. Губа четко разделена на бледно-розовый гипохиль и беловатый эпихиль, гипохиль с двумя боковыми долями и коротким шпорцем при основании, эпихиль сердцевидно-яйцевидный, 9—10 мм дл. и 6—10 мм шир., сверху с 6 (7) продольными коричневато-желтыми зазубренными килями. Шпорец конический, тупой, 4 мм дл. Завязь сидячая, веретеновидно-цилиндрическая, голая или шероховатая.

Гроссгейм (1940), приводя для Мегри *C. epipactoides*, основывался на собственных и вышеупомянутых сборах Карягина, так же, по-видимому, как и С. А. Невский (1935), считая *C. kurdica* синонимом *C. epipactoides*. Однако, являясь видами, безусловно близкими, они отличаются как габитуально, так и окраской околоцветника и незначительными вариациями губы, с очень четкой приуроченностью отличий к определенным ареалам. Для *C. kurdica* — это юго-восточная Турция, Ирак, Западный Иран, для *C. epipactoides* — восточные острова Эгейского моря, Македония, Западная Турция.

Epipactis persica (Soó) Nannf. 1946, Bot. Not. 1946 : 11; I. Renz, 1978, in Rechinger, Fl. Iranica, 126 : 39; I. Renz and G. Taubenheim, 1984, in P. H. Davis, Fl. Turkey, 8 : 466.

Тип: Persia, Sultanabad, in prov. Hamadan, Strauss. JE—Hausskn.

Вид впервые был собран Э. Ц. Габриэлян в августе 1968 г. в окр. Гарни (АрмССР) у места слияния рек Милли и Азат, в тугайном лесу (ERE 78 454) в стадии плодоношения. Однако этот экземпляр был неверно отождествлен с *E. helleborine* (L.) Crantz — видом типовой секции *Epipactis*. В последующие годы в Армении *E. persica* собирался разными коллекторами трижды: Т. Н. Поповой и Н. С. Ханджян в Кафанском р-не, в окр. г. Кафан, на левом берегу р. Вохчи, 8 VII 1969 (ERE 118 959); В. Е. Аветисян в Иджеванском р-не, в буковом лесу в окр. с. Куйбышев в октябре 1980 г. (ERE 118 965) и Г. К. Торосяном в Иджеванском р-не на горе Аггая, до 1200 м над ур. м., 26 VI 1981 (ERE 118 960).

Наши определения были подтверждены известным орхидологом из ФРГ доктором H. Bauman, собиравшим *E. persica* на сопредельных с СССР территориях Турецкой Армении.



Рис. 2. *Cephalanthera kurdica.*

Растение (10)15—70 см выс. Стебель тонкий (рис. 3). Листьев 3—4, яйцевидных, 3—6 см дл. и 1.5—3 см шир., тупых или слегка заостренных, расположенных в средней части стебля. Соцветие 5—25-цветковое. Нижние прицветники листовидные, заостренные, 4.5 см дл. и 2 см шир. Цветки горизонтально распростертые (поникающие после цветения). Околоцветник колокольчиковидный, до 15 мм в диам. Чашелистики и лепестки зеленоватые с красноватым оттенком. Гипохиль изнутри коричневато-зеленый, содержащий нектар; эпихиль треугольный, заостренный, довольно изогнутый, с 2 гладкими зеленовато-красноватыми выступами у основания. Будучи весьма вариабельным видом прежде всего по размерам и форме листьев всегда отличается от *E. helleborine* наличием голой оси соцветия и нежным, изящным стеблем.

E. persica — типичный восточно-древнесредиземноморский элемент, произрастает на территории Анатолии, Северного и Западного Ирана, Восточного Афганистана, Пакистана (Гималаи), и обнаружение этого вида в Армении отражает древние флористические связи между Арменией, Атропатеной и Ана-

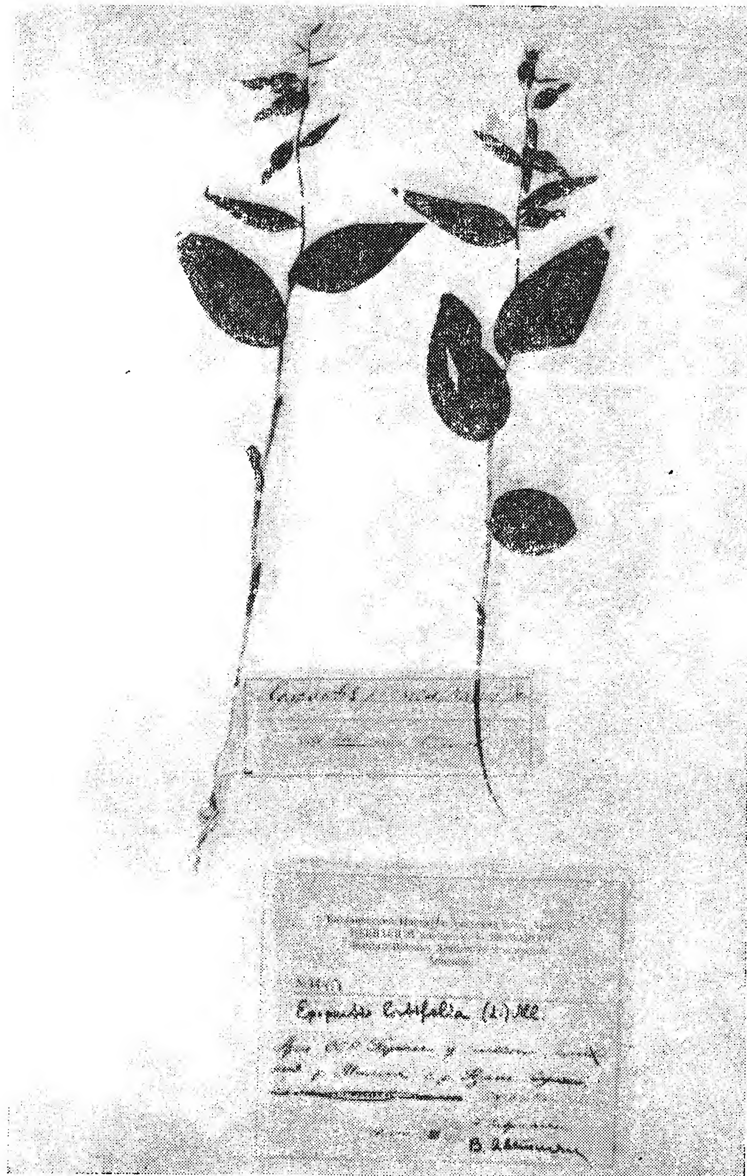


Рис. 3. *Epipactis persica.*

толией. Как уже отмечалось нами для *Steveniella satyrioides* (Stev.) Schlechter (Торосян, 1983), такая разорванность ареала характерна для лесных орхидей, и находка *E. persica* на юге, в центральной части и на севере Армянской ССР (рис. 1) свидетельствует, по-видимому, о более широком распространении его в исторически недавнем прошлом, когда территория Армении была в значительной степени покрыта лесами.

ЛИТЕРАТУРА

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа / Изд. 2-е, т. 2. Баку: Изд-во Аз. фил. АН СССР, 1940. 284 с. — *Невский С. А. Orchidaceae* Lindl. — В кн.: Флора СССР. Т. 4. Л.: Изд-во АН СССР, 1935, с. 589—730. — *Смольянинова Л. А. Orchidaceae* Juss. — В кн.: Флора европейской части СССР. Т. 2. Л.: Наука, 1976, с. 10—59. — *Торосян Г. К.* Монотипный род *Steveniella* Schlechter (*Orchidaceae*) в Армении. — Биол. журн. Армении, 1983, т. 36, № 11, с. 1087—1089. — *Bauman H., Künkele S.* Die wildwachsenden Orchideen Europas. Stuttgart: Kosmos, 1982.

432 S. — *Renz I. Orchidaceae* Juss. — In: *Rechinger K. H.* Flora Iranica, N 126. Graz, 1978. 148 p. — *Renz I., Taubenheim G. Orchidaceae* Juss. — In: *Davis P. H.* Flora of Turkey and the East Aegean Islands, vol. 8. Edinburg: Univ. Press, 1984, p. 450—552.

Институт ботаники АН АрмССР,
Ереван.

Получено 22 II 1985.

УДК 582.675+582.734 (571.63)

Бот. журн., т. 71, № 5

К. П. Уланова

О РАСПРОСТРАНЕНИИ *PULSATILLA TURCZANINOVII* (*RANUNCULACEAE*) И *EXOCHORDA SERRATIFOLIA* (*ROSACEAE*) В ПРИМОРСКОМ КРАЕ

K. P. ULANOVA. ON THE DISTRIBUTION OF *PULSATILLA TURCZANINOVII* (*RANUNCULACEAE*) AND *EXOCHORDA SERRATIFOLIA* (*ROSACEAE*) IN THE PRIMORYE REGION

Сообщается о находках *Pulsatilla turczaninovii* и *Exochorda serratifolia* в западной части Приморского края.

Прострел Турчанинова *Pulsatilla turczaninovii* Kryl. et Serg. широко распространен в Западной и Восточной Сибири (Юзепчук, 1937; Попов, 1957; Пешкова, 1979; Kitagawa, 1979). На советском Дальнем Востоке, по данным Э. В. Бойко и В. М. Старченко (1981) и В. Н. Ворошилова (1982), этот вид отмечен для западного и среднего Амура (поселки Игнашино, Джалинда, Ново-Воскресеновка, г. Благовещенск). За пределами СССР вид произрастает в Восточной Монголии и Северо-Восточном Китае (Юзепчук, 1937; Kitagawa, 1979).

В Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE) хранится один гербарный лист *P. turczaninovii* (без видового определения), собранный И. К. Шишкиным в 1929 г., с этикеткой: «Владивостокский округ, Ханкайский р-н, с. Ново-Николаевка, кустарные заросли, южный склон рёлок, № 1339». Позже *P. turczaninovii* был собран Н. С. Павловой (май 1965 г.) в окрестностях с. Комиссарово Ханкайского р-на Приморского края и определен как *P. cernua* (Thunb.) Bercht. et Opiz. Эти сборы хранятся в Гербарии Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР (VLA). В 1979 г. этот вид был собран там же Д. Д. Басаргиным, но не определен (Гербарий Тихоокеанского института биоорганической химии ДВНЦ АН СССР).

В мае 1981 г. мы собрали образцы *P. turczaninovii* на открытых безлесных участках небольших холмов в окрестностях с. Комиссарово Ханкайского р-на Приморского края. В небольшом количестве *P. turczaninovii* встречался совместно с представителями даурской и маньчжурской флор: *Filifolium sibiricum* (L.) Kitam., *Clematis hexapetala* Pall., *Artemisia gmelinii* Web. ex Stechm., *Carex duriuscula* C. A. Mey., *Asparagus schoberioides* Kunth, *Rhaponticum uniflorum* (L.) DC., *Gypsophila pacifica* Kom., *Papaver nudicaule* L., *Euphorbia croizatii* (Hurusawa) Kitag., *E. komaroviana* Prokh., *Bupleurum scorzonerifolium* Willd., *Scutellaria baicalensis* Georgi и др. При посещении в середине мая 1985 г. места произрастания *P. turczaninovii* в окрестностях с. Комиссарово мы отметили, что популяция *Pulsatilla turczaninovii* значительно увеличилась, создавая во время цветения сплошной сине-фиолетовый аспект. Находка *P. turczaninovii* только в окрестностях с. Комиссарово свидетельствует об ограниченности распространения прострела Турчанинова на советском Дальнем Востоке и является пока единственным местонахождением этого вида в Приморье (только на северо-западе Ханкайского р-на).

В середине мая 1981 г. в окрестностях с. Дворянки Ханкайского р-на впервые собран новый для флоры СССР вид *Exochorda serratifolia* S. Moore (Басаргин и др., 1983). Во время маршрутов в мае 1985 г. в 3 км юго-восточнее с. Комиссарово у подножия горы мы обнаружили новое местопроизрастание экзохорды пильчатолистной, где это растение представлено небольшой популяцией в числе около 50 растений. Новая находка *E. serratifolia* в окрестностях с. Комиссарово

показывает, что возможно обнаружение новых мест произрастания этого вида на западе Приморского края.

Следует отметить, что *Pulsatilla turczaninovii* и *Exochorda serratifolia* во время цветения отличаются декоративностью и поэтому целесообразно их использовать для озеленения. Малочисленные популяции этих видов в пределах Приморья подлежат охране.

ЛИТЕРАТУРА

Басаргин Д. Д., *Уланова К. П.*, *Горовой П. Г.* Новый для флоры СССР вид *Exochorda serratifolia* (*Rosaceae*) на Дальнем Востоке. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 1, с. 90—94. — *Бойко Э. В.*, *Старченко В. М.* Флористические находки в бассейне Амура. — Изв. СО АН СССР, 1981, вып. 2, с. 3—7. — *Ворошилов В. Н.* Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с. — *Пешкова Г. А.* Род *Pulsatilla* Miller. — В кн.: Флора Центральной Сибири. Т. 1. Новосибирск: Наука, 1979, с. 358—360. — *Попов М. Г.* Флора Средней Сибири. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. 556 с. — *Юзепчук С. В.* Род *Pulsatilla Adans.* — В кн.: Флора СССР. Т. 7. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937, с. 285—307. — *Kitagawa M.* Neo-Lineamenta florae Manshuricae. — In: Flora et vegetatio mundi. Vaduz, 1979, vol. 4. 715 p.

Тихоокеанский институт биоорганической химии
ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 24 VII 1985.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 581.1

С. Р. Коклачева-Коклач, Г. Н. Никулина

ПРИМЕНЕНИЕ АКТИВНОГО КРАСИТЕЛЯ ДЛЯ ВЫЯВЛЕНИЯ КЛЕТОК, ПОВРЕЖДЕННЫХ ВЫСОКОЙ ТЕМПЕРАТУРОЙ (НА ПРИМЕРЕ КОРНЯ *PISUM SATIVUM*)

S. R. KOKLACHEVA-KOKLACH, G. N. NIKULINA. THE USE OF ACTIVE DYES FOR THE IDENTIFICATION OF CELLS DAMAGED BY HIGH TEMPERATURE (AS EXEMPLIFIED BY *PISUM SATIVUM*)

Изучали повреждающее действие высокой температуры (40, 43, 45 и 60 °С) на клетки корня гороха 4—5-дневного возраста, используя активный краситель ярко-красный 5-СХ. Оценку окрашенности растительной ткани проводили двумя способами: микроскопически на срезах и фотометрируя раствор красителя после элюции его из навески корней кислым этанолом. Использование активного красителя 5-СХ позволило различить живые и мертвые клетки после температурного воздействия. Выявлена разная теплоустойчивость тканей и зон корня. Менее теплоустойчивыми оказались покровные ткани и паренхима первичной коры, а среди зон корня — зоны деления и растяжения. При заданной температуре подавление дыхания и развитие окрашиваемости тканей корня совпадают только при очень высокой температуре (45°).

При изучении воздействия температуры и других неблагоприятных факторов возникает необходимость оценивать степень повреждения клеток и отличать прижизненные изменения от необратимых, связанных с их гибелью.

Для выяснения повреждающего действия высокой температуры на клетки мы использовали процеоновый (активный) краситель. Этот тип красителей широко применяется для окраски гистологических препаратов при определении белков и углеводов (Иванов, 1961; Иванов, Литинская, 1967) и при анализе изменений тканей животных и клеток дрожжей при повреждении их различными факторами (Суздальская, 1963; Попова, Браун, 1964; Трошина, 1965; Поглазова и др., 1975). Процеоновые красители относятся к кислотным красителям. В отличие от обычно применяемых витальных красителей они проникают преимущественно в поврежденные клетки. Ткани, окрашенные процеоновыми красителями, можно зафиксировать и просмотр препаратов проводить в удобное для экспериментатора время, так как окрашивание необратимо (Коновалова, 1969; Иванов, 1982).

В настоящей работе мы применили активный ярко-красный 5-СХ для оценки состояния клеток корней после воздействия высокой температуры. Изучению жизнеспособности растительных клеток, подвергнутых нагреву, посвящена обширная работа В. Я. Александрова (1955), который наряду с целым рядом показателей использовал окраску витальным красителем нейтральным красным. Применение процеоновых красителей с этой целью на растительных объектах нам неизвестно.

Материал и методика

Объектом исследования были корни *Pisum sativum* сорта Совершенство 4—5-дневного возраста. Семена гороха проращивали на фильтровальной бумаге при постоянной температуре 25±0.5 °С. В первой серии опытов у 5—9-сантиметровых корней отрезали кончик с зонами деления и растяжения (1 см), а следую-

щую часть корня размером 2.5 см, содержащую зону корневых волосков, подвергали нагреванию при температурах 40, 43, 45° во влажных камерах (экспозиция от 15 мин до 6 ч). Вырезанный таким образом фрагмент корня, по нашим наблюдениям, не содержал видимых зачатков боковых корней. Воздействию более высокой температуры (60° в водной среде), но менее продолжительное время (1, 5, 30 с и 5 мин) подвергали целые корни для выяснения сравнительной теплоустойчивости разных зон.

Способ применения активного красителя ярко-красного 5-СХ подбирался в ряде методических опытов. Была избрана 0.3 %-ная концентрация красителя, pH 6.5 (водопроводная вода). Окрашивание вели в течение 30 мин при комнатной температуре. Затем корни промывали в проточной воде в течение 30 мин и фиксировали 96 %-ным этанолом. Оценку окрашенности растительных клеток проводили двумя способами: под микроскопом рассматривали радиальные и продольные срезы фиксированных корней (объективы ×10 и ×20; окуляр ×7) или фотометрировали раствор красителя после экстракции его из окрашенного корня кислым этанолом. О количестве поглощенного корнем красителя судили по определениям его оптической плотности после элюирования, следуя примененному И. П. Суздальской (1963) способу. Зафиксированные в спирте пробы корней (150 мг) заливали 1.5 мл 80 %-ного этанола, содержащего 7 % H_2SO_4, и оставляли на сутки. Полученный элюат сливали и вновь повторяли суточную экстракцию. Элюаты суммировали и определяли их оптическую плотность на СФ-16 при длине волны 485 нм. Оптическую плотность определяли в относительных единицах по шкале СФ (ошибка 6—10 %). Хотя методические опыты показали прямую пропорциональность между поглощением красителя и навеской корней от 100 до 300 мг, пересчет поглощенного красителя на сырую массу мы не вели, так как пробы были практически одинаковыми. В опытах по оценке повреждения растительной ткани по количеству адсорбированного корнем красителя одновременно определяли изменение интенсивности дыхания манометрическим методом при температурах 40, 43, 45° в течение 6 ч (ошибка определения дыхания ±10 %).

Результаты исследования

В первой серии опытов проводили оценку окрашиваемости клеток на срезах зоны корневых волосков после различного температурного воздействия. По интенсивности окраски и доле окрашенных клеток судили о повреждающем действии температуры. При этом различали клетки неокрашенные — неповрежденные — и интенсивно окрашенные (ярко-розовые и малиновые) — глубоко поврежденные, мертвые (Иванов, 1982). Слабо окрашенные (бледно-розовые) клетки мы рассматривали как слабо поврежденные. Контролем служили корни, выдерживаемые при 25°. Оказалось, что и на срезах корней контрольного варианта наблюдается окрашивание некоторых клеток ризодермы и корневых волосков, что являлось следствием механического повреждения при подготовке материала к опыту — интенсивно окрашивались несколько слоев клеток, пораненных при вырезании фрагментов корня.

После воздействия температуры 40° в течение 6 ч обнаруживали слабую окраску клеток ризодермы и двух-трех наружных слоев клеток первичной коры, получивших некоторое, по-видимому, небольшое повреждение. Более сильный нагрев (43° в течение 6 ч) вызывал окрашивание всех клеток исследуемой зоны корня, что свидетельствовало о повреждении всех тканей. После 6-часовой экспозиции при 45° или 5-минутной при 60° все клетки данной зоны корня интенсивно окрашивались, это обнаруживалось как на радиальных, так и на продольных срезах корня, следовательно, он погибал.

Далее наблюдали, как окраска клеток связана с продолжительностью нагрева. После действия температуры 43° в течение 1 ч происходило слабое окрашивание клеток ризодермы и первого наружного слоя клеток первичной коры. При продлении нагрева до 3 и 4 ч наблюдали окрашивание до 6-го слоя клеток первичной коры. После 5-часовой экспозиции при данной температуре интенсивно окрашивались все клетки ризодермы и первичной коры, что указывало на глубокое повреждение тканей.

Неокрашенным оставался лишь центральный цилиндр (триархная стела корня). Выдерживание фрагментов корней при 45° в течение 15 и 30 мин вызывало в зоне корневых волосков окрашивание ризодермы и двух наружных слоев клеток первичной коры. Часовая экспозиция приводила к сильному окрашиванию (ярко-розовому) всех клеток, кроме клеток центрального цилиндра; 2-часовое воздействие также вызывало глубокое повреждение ризодермы и первичной коры. Поскольку в зоне корневых волосков бóльшую часть корня занимает первичная кора, по ее окраске можно судить о степени повреждения или об отмирании корня.

Полученные данные указывают, что при 43° корень глубоко повреждается после 5-часового воздействия, а при 45° — после 2-часового. Более чувствительны к температурному воздействию оказались клетки первичных покровных тканей и паренхимы первичной коры, а более стойкими — проводящие ткани центрального цилиндра.

Чтобы сравнить устойчивость разных зон корня к высокой температуре, мы брали 7-сантиметровые корни *Pisum sativum* и подвергали их воздействию температуры 60° в течение 1, 5, 30 с или 5 мин. Рассматривали окрашиваемость четырех зон корня. Две первые зоны различали по Brown и Broadbent (цит. по: Обручева, 1965): зона деления до 2, растяжения — от 2 до 4.4 мм, корневых волосков — от 4.4 до 50 мм, выше — зона боковых корней (рис. 1).

При секундном воздействии температуры 60° (мгновенное погружение корня в горячую воду) окрашивались лишь некоторые клетки ризодермы. Увеличение экспозиции до 5 с вызывало интенсивное окрашивание зон деления и растяжения, что свидетельствовало о глубоком повреждении клеток этих зон (см. рис. 1). По длине зоны корневых волосков наблюдали различную окраску клеток: в начале этой зоны (первый сантиметр корня) интенсивно окрашивались клетки ризодермы, первичной коры и часть клеток паренхимы центрального цилиндра. Флоэма и ксилема не окрашивались. В средней части зоны корневых волосков окрашивались только ризодерма и 2—3 внешних слоя клеток первичной коры. В зоне боковых корней также происходило слабое окрашивание клеток ризодермы и двух-трех слоев клеток первичной коры. После 30-секундной экспозиции при 60° повреждались все клетки первых двух зон, а в зоне корневых волосков наблюдали окрашивание ризодермы, первичной коры и центрального цилиндра. Проводящие элементы флоэмы и ксилемы оставались неокрашенными. В зоне боковых корней слабо окрашивались клетки ризодермы и первичной коры, стела не окрашивалась. 5-минутное воздействие температуры 60° вызывало интенсивное окрашивание всех клеток по всей длине корня, что указывало на гибель корня.

Итак, при увеличении дозы воздействия путем повышения температуры и удлинения экспозиции мы наблюдали усиление интенсивности окраски клеток от кончика корня (зоны деления) до зоны боковых корней, от внешних слоев клеток коры — к центральному цилиндру. Наименее теплоустойчивыми оказались клетки зоны деления и растяжения. Бóльшая чувствительность меристемы к высокой температуре ранее была найдена И. А. Муромцевым (1969), который исследовал рост корня плодовых после воздействия высокой температуры.

В следующих опытах мы оценивали повреждение тканей по количеству элюированного из них красителя. Одновременно вели определение интенсивности дыхания корней, которые, спустя определенное время при заданной температуре, вынимали из манометрических сосудиков и красили. Опыты проводили в течение 6 ч. Интенсивность дыхания и окрашивание корней сначала определяли каждые 30 мин, затем — каждый час (рис. 2).

Из тканей, которые красили после воздействия температуры 40° (рис. 2, *А*, *2*) в течение 3 ч, извлекали примерно постоянное количество красителя, затем при продлении экспозиции оно несколько возрастало.

При температуре 43° (рис. 2, *Б*, *2*) в течение 4 ч количество элюируемого красителя возрастало очень слабо, но затем происходило резкое его увеличение. При действии температуры 45° (рис. 2, *В*, *2*) количество красителя с самого начала экспозиции быстро увеличивалось.

Сравнивая кривые, отображающие динамику дыхания корней при темпе-

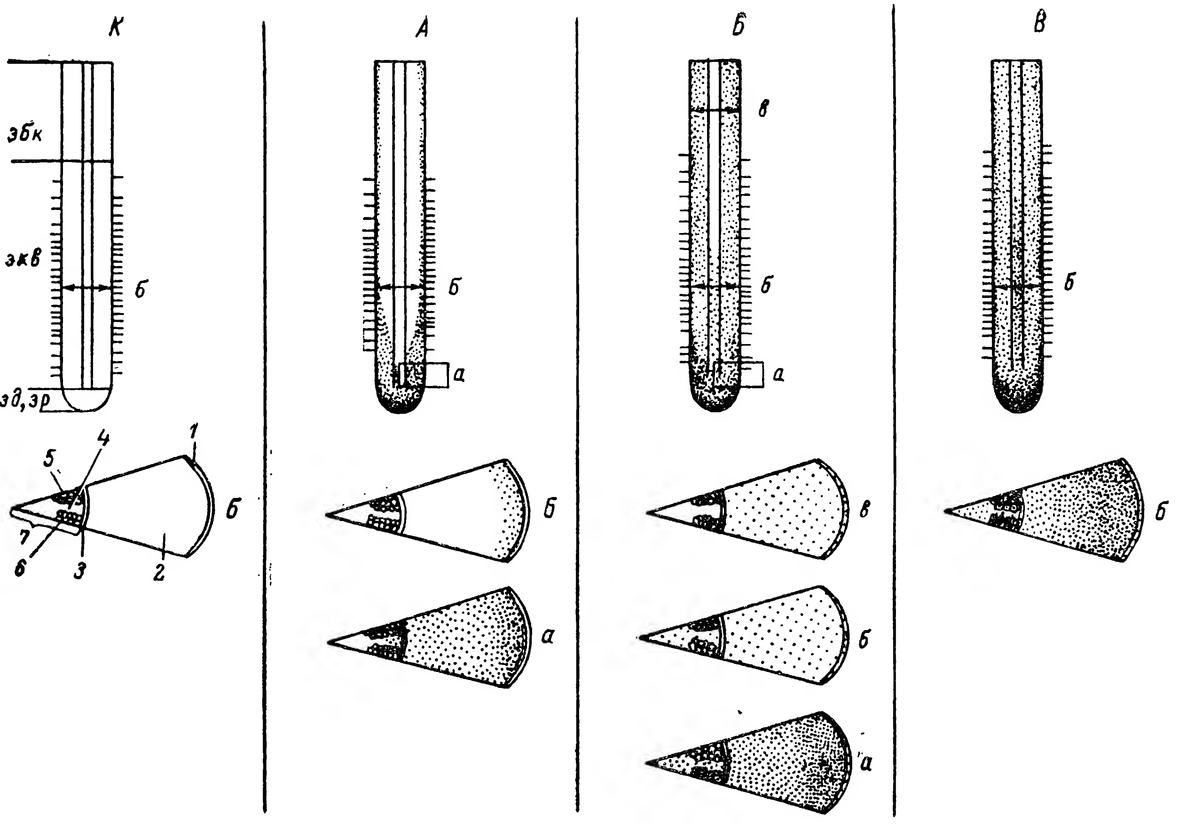


Рис. 1. Схематическое изображение корней *Pisum sativum*, прогретых при +60 °С в течение 5 (*А*), 30 с (*Б*) и 5 мин (*В*) и окрашенных активным красителем ярко-красным 5-СХ.

Точками показана интенсивность окрашивания тканей. *К* — контроль, *збк* — зона боковых корней, *зкв* — зона корневых волосков, *зр* — зона растяжения, *зд* — зона деления; *1* — ризодерма, *2* — первичная кора, *3* — перицикл, *4* — стелярная паренхима, *5* — ксилема, *6* — флоэма, *7* — центральный цилиндр; *а—в* — исследуемые участки корней.

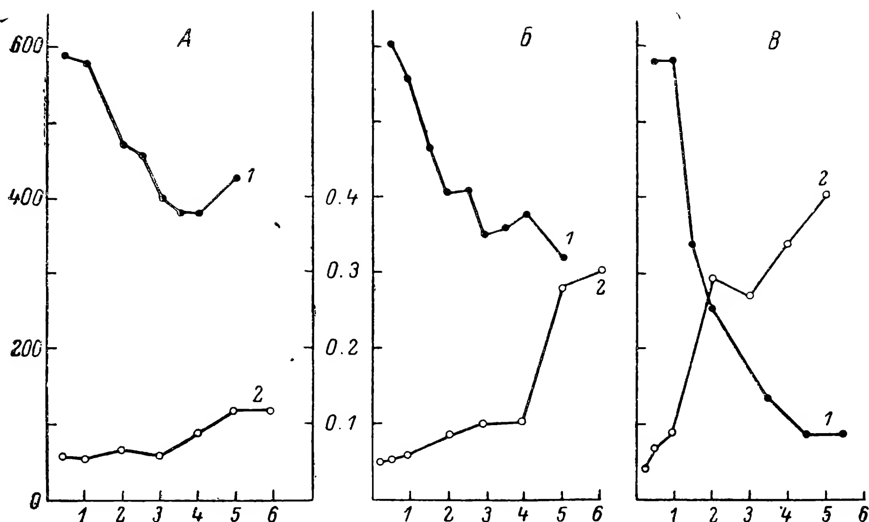


Рис. 2. Интенсивность дыхания и количество элюированного из тканей красителя при действии на корни *Pisum sativum* высокой температуры.

По оси абсцисс — длительность температурного воздействия, ч; *по оси ординат слева* — интенсивность дыхания, мкл O_2/г сыр. массы ч; *справа* — относительные единицы оптической плотности. *1* — интенсивность дыхания, *2* — интенсивность окраски. Температура, °С: *А* — 40, *Б* — 43, *В* — 45.

ратурах 40, 43 и 45°, мы наблюдали хорошо известную закономерность: чем выше была заданная температура, тем быстрее падало дыхание (рис. 2, *А*, *1*—*В*, *1*). При температурах 40 и 43° (рис. 2, *А*, *1*, *Б*, *1*) в течение 3 ч происходило равномерное падение интенсивности дыхания. При температуре 45° (рис. 2, *В*, *1*) интенсивность дыхания снижалась особенно резко.

Данные по микроскопическому исследованию корней и по количеству элюированного красителя показывают одинаковый ход развития повреждения при увеличении дозы температурного воздействия. При воздействии температуры 40° в течение 4 ч окрашивание почти не происходило и извлекалось постоянное небольшое количество красителя. При продлении экспозиции до 5—6 ч краска проникала в клетки ризодермы и в 2—3 слоя наружных клеток первичной коры, слабо возрастало и количество элюированного красителя. При более высокой температуре (43°) в течение 4 ч окрашивались в бледно-розовый цвет (т. е. относительно слабо повреждались) все клетки ризодермы и первичной коры (центральный цилиндр не окрашивался), количество элюированного красителя возрастало. В следующие 2 ч повреждались все клетки корня (весь срез ярко-розовый) и происходило скачкообразное увеличение элюированного красителя. При более сильном температурном воздействии (45°) уже в течение первого часа окрашивались все клетки ризодермы и первичной коры (ярко-розовые) и происходило быстрое увеличение оптической плотности элюата. При продлении экспозиции окрашивался весь срез корня и продолжалось увеличение количества извлекаемого красителя. Таким образом, при воздействии высокой температуры на корни микроскопические наблюдения за распределением красителя в его тканях и определение количества элюированного красителя дают аналогичные результаты.

Падение интенсивности дыхания и развитие окрашиваемости тканей не всегда совпадают. Их несовпадение наблюдалось при температуре 43 и особенно при 40°. Так, при 40° только после 5—6-часовой экспозиции ткани слабо окрашивались, а интенсивность дыхания равномерно падала в течение первых 3 ч. Исследуя последействие высокой температуры на дыхание и окраску клеток листьев нейтральным красным, Александров (1955) также наблюдал, что отклонение дыхания от нормы наступает после более слабого нагрева, чем тот, который значительно повреждает клетки, судя по характеру их окрашивания. Однако при 45° в наших опытах наблюдался одинаковый ход развития повреждения тканей, оцененного по количеству элюированного красителя и па-

дению дыхания: резкое увеличение окрашиваемости тканей и быстрое уменьшение интенсивности дыхания происходили одновременно. Можно предположить, что подавление дыхания при температуре 40 и 43° имеет иной характер, чем при воздействии 45°.

Наш опыт применения активного красителя ярко-красный 5-СХ подтверждает целесообразность его использования для выявления живых и мертвых растительных клеток для оценки их состояния в условиях высокой температуры.

Благодарим руководителя работы О. А. Семихатову за предложение использовать проционовые красители для оценки состояния растительного объекта и постоянное внимание к работе, а также В. Б. Иванова за предоставление красителя и за ценные советы при проведении опытов и обсуждение полученных данных.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Я. Цитофизиологическая оценка различных методов определения жизнеспособности растительных клеток. — Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 4, 1955, вып. 10, с. 309—355. — *Иванов В. Б.* Возможность применения проционовых красителей в гистохимии. — ДАН СССР, 1961, т. 137, № 2, с. 419—421. — *Иванов В. Б.* Активные красители в биологии. М.: Наука, 1982. 224 с. — *Иванов В. Б., Литинская Т. К.* Одновременная окраска белков и углеводов проционовыми красителями. — Цитология, 1967, т. 9, № 9, с. 1163—1168. — *Коновалова З. Б.* Активные красители и их применение в цитологии. — В кн.: Механизмы проницаемости, возбуждения и повреждения клетки. Л.: Наука, 1969, с. 107—129. — *Муромцев И. А.* Активная часть корневой системы плодовых растений. М.: Колос, 1969. 247 с. — *Обручева Н. В.* Физиология растущих клеток корня. М.: Наука, 1965. 111 с. — *Поглазова М. Н., Барский В. Е., Новичкова А. Т., Мейсель М. Н.* Определение содержания белков в суспензии микробных клеток с помощью проционовых красителей. — Микробиология, 1975, т. 43, № 6, с. 1113—1115. — *Попова З. Б., Браун А. Д.* Некоторые свойства ремазола красного и две формы его связывания мышцами, мышечными моделями и актомиозином. — Цитология, 1964, т. 6, № 4, с. 508—512. — *Суздальская И. П.* Опыт применения проционовых красителей для исследования субстанциональных изменений мышечной ткани. — Цитология, 1963, т. 5, № 1, с. 109—112. — *Трошина В. П.* Распределение активного красителя проционового ярко-красного между мышечной тканью и средой. — Цитология, 1965, т. 7, № 4, с. 562—566.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 10 VI 1985.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 502.753 (47)

Т. И. Плаксина

НОВЫЕ ДАННЫЕ О РЕДКИХ РАСТЕНИЯХ ЮГО-ВОСТОКА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР И ИХ ОХРАНА

T. I. PLAKSINA. NEW DATA ON SOME RARE PLANTS OF THE SOUTH-EAST OF THE EUROPEAN PART OF THE USSR AND THEIR PROTECTION

На территории юго-востока европейской части СССР выявлены новые местонахождения популяций 6 редких растений флоры СССР и разработаны мероприятия по их охране. В местах произрастания этих популяций организованы памятники природы или даны рекомендации местным советам для принятия природоохранных мер.

Флористические экспедиции (1972—1984 гг.), проведенные на территории между реками Камой и Уралом от восточной части Приволжской возвышенности до р. Белой, позволили расширить наши представления о распространении и экологии некоторых редких исчезающих видов растений и принять ряд мер к их охране.

Anthemis trotzkiana Claus ex Bunge — западноказахстанско-восточноевропейский эндемичный вид меловых сыртов степной и пустынной зон, ареал которого простирается от Тургая до западной оконечности Приволжской возвышенности и в меридиональном направлении — от Арало-Каспия до Среднего Поволжья. Согласно литературным указаниям (Спрыгин, 1934; Крашенинников, 1951; Маевский, 1964; Белоусова и др., 1979; «Охраняемые растения. . .», 1979; «Редкие и исчезающие виды флоры СССР. . .», 1981; Горчаковский, Шурова, 1982; Чибилёв, 1983), коллекциям Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) и Московского государственного университета (МГУ), основные популяции вида сосредоточены в Западном Казахстане (Актюбинская, Уральская области), на юге Оренбургской обл., в Саратовской, частично в Волгоградской областях и на северо-западе Куйбышевской обл. (рис. 1). Однако литературные данные по Куйбышевской обл. являются неточными и неполными. Как показывают изученные материалы по флоре Жигулей, а также собственные исследования, растения этого вида в Жигулях никогда не произрастали, хотя об этой литературной ошибке И. И. Спрыгин писал еще в 1934 г. (с. 66): «Следует отметить также, что большинство типичных меловиков не переходит на обнажения татарского яруса. Так, на них отсутствует *Anthemis trotzkiana*, как и в Жигулях на доломитах, хотя рядом на той же широте она найдена на мелу у с. Климовки (правобережье Волги к северу от Самарской Луки)». До настоящего времени климовская популяция сохраняется, но, помимо нее, мы выявили новое местонахождение вида, расположенное в 7 км севернее с. Климовка на мелах маастрихтского яруса. Кроме того, вид прослеживается еще севернее по Волге, найдены единичные вегетирующие особи на меловых склонах южной экспозиции Сенгелеевской возвышенности, в окрестностях с. Подвалья Куйбышевской обл. Общая площадь климовской популяции (включая два местонахождения) составляет около 1 га. Окружает ее смешанный лес, грунтовые воды залегают близко к поверхности субстрата. Жизненность растений очень высокая: имеются все возрастные группы с преобладанием генеративных особей, их высота достигает 25—30 см, обилие на пробной площади составляет sp_3—cop, растения высокодекоративны, имеют очень крупные корзинки (до 3 см в диам.), в период цветения образуют желтый фон, дают хорошо

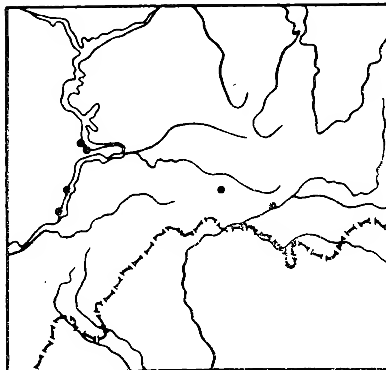


Рис. 1. Распространение *Anthemis trotzkiana* в Среднем Поволжье и Заволжье.

выполненные семянки (рис. 2). На основании указанных признаков климовская популяция не имеет себе равных среди всех известных популяций вида. Здесь организован памятник природы «Гурьев овраг».

Обследование окрестностей г. Хвалынска в 1981—1984 гг. показало, что вид сохраняется только на Ташевском хребте, но представлен низкорослыми растениями (от 3 до 5 см), образующими очень редкую популяцию с обилием sol на пробной площади; на горе Каланче вид не обнаружен, хотя в 30-х годах он был собран участниками экспедиции Спрыгина: «Хвалынск, южные склоны горы Каланчи, 8 VII 1927, Сацердотов, Смирнов, Спрыгин». Есть основания полагать, что к концу столетия в районе Хвалынска будет утрачено классическое местопроизрастание вида, несмотря на организованный здесь охотничий заказник, систематические наблюдения и охрану со стороны местного краеведческого музея.

На территории Оренбургской обл. обследованы две популяции: старобелогорская (с. Старая Белогорка Новосергиевского р-на), малочисленная, представленная низкорослыми растениями (до 5—7 см выс.) и расположенная на отвалах местных карьеров, по-видимому, мало интересная в научном отношении, и чесноковская, напротив, довольно обильная (sp_2—sp_3), занимающая на меловых холмах площадь около 30 га. Растения последней цветут (высота генеративных побегов составляет 20—25 см) и плодоносят, но имеют плохую выполненность семянок (14 IX 1983). Здесь необходимо организовать памятник природы республиканского значения.

Globularia punctata Lapeyr. — реликтовый южно-европейский вид с дизъ-

Рис. 2. *Anthemis trotzkiana* на меловых склонах севернее с. Климовка (Куйбышевская обл.).

юнктивным ареалом, восточная часть которого удалена от горной Западной Европы более чем на 1.5 тыс км и расположена в средней полосе европейской части СССР, между Приволжской возвышенностью и Южным Уралом («Флора европейской части СССР», т. 5, 1981; «Редкие и исчезающие виды флоры СССР. . .», 1981).

Мы провели обследование всей восточной части ареала вида и можем подтвердить его произрастание там, где он был указан исследователями для Приволжской возвышенности и Заволжья по материалам гербариев БИНа и МГУ, краеведческих гербариев и по литературным данным («Флора юго-востока. . .», т. 6, 1936; «Природа Татарии и ее охрана», 1971; «Памятники природы Татарии», 1977; «Определитель растений Татарской АССР», 1979; «Охраняемые растения. . .», 1979; «Красная книга Башкирской АССР», 1984; «Определитель растений Среднего Поволжья», 1984). Непроверенными остаются лишь район Красноармейска (гербарий БИНа — «Сарепта, 1845, Пабо») и два пункта в Уральской обл. (гербарий БИНа — «Уральская г., отроги Общего Сырта, Каменская в., хутор Соколов; а затем отмечается у Ички, V 1924, Ларин»).

Новые местонахождения вида мы отмечаем на Приволжской возвышенности [1] («Хвалынск Саратовской обл., меловой Ташевский хребет, сосняк, около 10 особей, 6 VIII 1982; Самарская Лука, Ставропольский р-н Куйбышевской обл., верховье Морквашинского оврага, в 2 км к сев. от с. Бахилова, остепненные луга у подножия Жигулей, облесенных смешанным лесом, площадь около 1 га, 3 VIII 1974») и главным образом в Высоком Заволжье («Красноярский р-н Куйбышевской обл., в 10 км к сев.-зап. от с. Бол. Каменки, лесостепь с коренными дубравами на склонах Сокских яров, единично, 8 V 1977; Шенталинский р-н Куйбышевской обл., ковыльная степь по склонам и плато Сокских яров, по бровке холма небольшая, около 1 м², популяция, в 5—7 км к зап. от д. Смагино, 15 VII 1982; Клявлинский р-н Куйбышевской обл., близ д. Софьино, Сокские яры, разнотравно-ковыльная степь по опушке дубрав на верхней части склона, довольно много, 23 VI 1983; Исаклинский р-н Куйбышевской обл., окр. с. Бол. Микушкино, Кинельские яры по р. Молочке, на плоских вершинах холмов по остепненным полянам нагорных дубрав и на каменистой степи по бровкам южных склонов, обильно, хорошего состояния и большие площади, выкашивается, 28 VI 1983; Пономарёвский р-н Оренбургской обл., в 3 км к вос. от с. Пономарёвки, урочище Маньяк, на вершине и бровке холма, разнотравно-типчаковая степь, в 100 м лес, немного, 27 V 1983; Лениногорский р-н Татарской АССР, с. Стар. Письменка, холмы у р. Степного Зая, разнотравно-ковыльная степь с нагорными дубравами, по степной опушке в верхней части склона, популяция около 20 м², 12 V 1983; Бавлинский р-н Татарской АССР, возвышенность в окр. д. Татарские Тумбарлы, разнотравно-ковыльная степь на опушке выпадающей дубравы, два участка, разделенных 300 м, подвержены выпасу скота, 29 VII 1983»).

Таким образом, как показывают исследования, восточный ареал вида лежит преимущественно в Высоком Заволжье, на Бугульмино-Белебеевской возвышенности и ее отрогах, Сокских и Кинельских ярах и лишь частично расположен в восточной, наиболее приподнятой части Приволжской возвышенности, базируясь на древнем рельефе Восточно-Европейской равнины и на карбонатном субстрате, сложенным главным образом известняками верхнепермской системы и в меньшей степени — мелами с настилом маломощных, нередко смытых черноземов. Местопроизрастания на Общем Сырте следует считать заходящими, пограничными. Основной ареал вида находится в зоне лесостепи (рис. 3). Характерным растительным покровом являются разнотравно-ковыльные степи на опушках или в окружении нагорных дубрав, каменистые степи на холмах и в верхней части склонов, реже — открытые ковыльные степи, луговые степи, сосняки на мелах и известняках, открытые меловые склоны. Основное окружение составляют *Amygdalus nana* L., *Spiraea crenata* L., *Festuca valesiaca* Gandin, *Koeleria sclerophylla* P. Smirn., *Stipa pennata* L., *S. pulcherrima* C. Koch, *Carex pediformis* C. A. Mey., *Astragalus austriacus* Jacq., *A. wolgensis* Bunge, *Hedysarum grandiflorum* Pall., *Aster alpinus* L., *Centaurea ruthenica* Lam., *C. su-*

[1] Здесь и в дальнейшем приводятся только некоторые этикетки гербарных сборов.

mensis Kalen., *Allium lineare* L., *Iris pumila* L. По всему ареалу вид произрастает небольшими популяциями (8—12—30 особей) и сохраняется до настоящего времени во многих местах, где не проводится сельскохозяйственной пахоты. Крупнейшие популяции отмечены в двух пунктах Куйбышевской обл.: на Самарской Луке, в верховьях Моркваши некого оврага, где площадь составляет 1 га, но выпас скота, близость полевой дороги отрицательно влияют на жизненность растений, они низкорослы, хотя цветут и плодоносят; в Исаклинском р-не на Кинельских ярах в окр. с. Большое Микушкино, где площадь популяции составляет почти 120 га, растения на пробных площадях имеют обилие sp_3—cop, хорошего жизненного состояния, представлены всеми возрастными группами, но преобладают генеративные растения, побеги которых в период цветения достигают 20—25 см и образуют лиловый фон. В качестве субдоминанта вид входит в состав луговых степей, расположенных между дубравами, скашивается на большей части территории. В окр. с. Большое Микушкино в ближайшие годы будет организован ботанический заказник. Нам известно более 70 мест произрастания вида на юго-востоке европейской части СССР, но среди них большемикушкинская популяция — самая значительная.

На территории Куйбышевской обл. вид охраняется в Жигулевском государственном заповеднике и 9 памятниках природы. В Татарской АССР создан один памятник природы («Памятники природы Татарии», 1977). Районным советам Всероссийского общества охраны природы Башкирской АССР, Татарской АССР, Саратовской и Оренбургской областей было рекомендовано организовать заповедные территории в местах произрастания вида.

Hyssopus cretaceus Dubjan. — волжско-донской эндемичный вид, произрастающий на мелах. Северо-восточная граница его проходит через район Хвалынска, Вольска по Средней Волге (рис. 4). Но в районе Хвалынска вид считали исчезнувшим («Охраняемые растения Саратовской области», 1979). Как известно по материалам гербариев Хвалынского музея краеведения, БИНа, МГУ, первые находки в этой местности были сделаны К. Ю. Гроссом («Меловые обнажения Таши, 8 IX 1923»; «Меловые обнажения „Фокина шишка“, Таши, 7 X 1929»; «Меловые обнажения „Три шишки“, 8 IX 1930») и членами экспедиции Спрыгина («Хвалынск, верх. ч. „Фокиной шишки“, степь на меловом рухляке, 17 VII 1927, Сацердотов, Смирнов, Спрыгин»). Спустя 60 лет «потерянный» вид был найден 6 VIII 1982 при участии сотрудников Хвалынского музея краеведения Л. Л. Быковой, Л. Г. Левиной и Л. Г. Ляховой на меловых обнажениях «Три шишки» по южному склону одной из них, которая ближе всех расположена к Волге. Состояние растений было удовлетворительным: 17 особей цвели, 10 вегетировали. Популяция находится под наблюдением сотрудников Хвалынского музея краеведения, так как представляет большой научный интерес как крайняя точка на северо-восточной границе ареала вида. К сожалению, до настоящего времени, несмотря на неоднократные просьбы ботаников, Хвалынский совет ВООП не взял под охрану данное местообитание («Красная книга СССР. . .», 1978).

Knautia tatarica (L.) Szabó — волго-уральский эндемичный реликтовый вид широколиственных лесов, ареал которого прослеживается от Кунгура (юг Пермской обл.) до Южной Башкирии и от западных склонов Урала до Жигулей. В академической литературе («Флора европейской части СССР», т. 3, 1978; «Редкие и исчезающие виды флоры СССР. . .», 1981) высказывается сомнение в произрастании вида в Жигулях, хотя в региональных флорах он указывается (Маевский, 1964; Терехов, 1969). Впервые на территории Самарской Луки вид был обнаружен в 1904 г. В. И. Смирновым около урочища Нижние Елгуши, расположенного недалеко от пос. Ширяево в Ширяевской долине. В настоящее время, как показывают наши исследования на Самарской Луке, вид в этих местах не произрастает, но в изобилии встречается в Хмелевом овраге и других разветвлениях Ширяевской долины (Плаксина, 1977; Кудинов, 1982). Изучение распространения вида в Заволжье позволило получить новые материалы, дополняющие литературные указания («Определитель растений Башкирской АССР», 1966; Горчаковский, Шурова, 1982; «Красная книга Башкирской АССР», 1984) и гербарные сборы БИНа и МГУ. В пределах Пред-

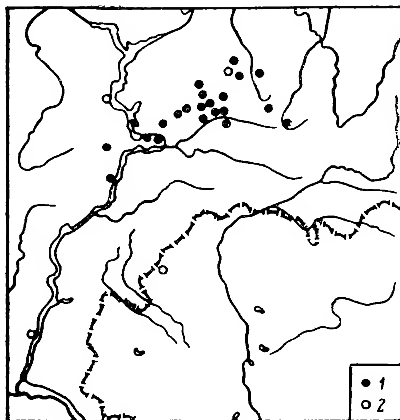


Рис. 3. Распространение *Globularia punctata* на юго-востоке европейской части СССР.

1 — новые местонахождения, 2 — непроверенные местообитания.

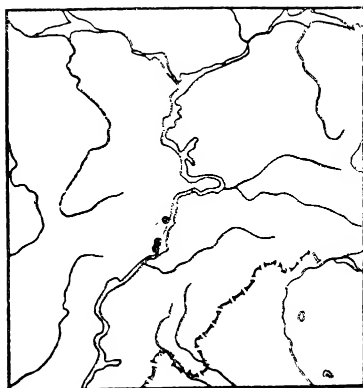


Рис. 4. Распространение *Hyssopus cretaceus* на северо-западной границе ареала.

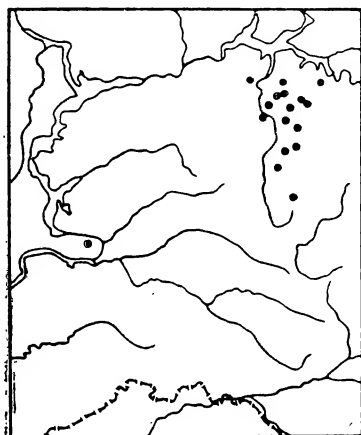


Рис. 5. Распространение *Knautia tatarica* в западной части Заволжья и в Жигулях.

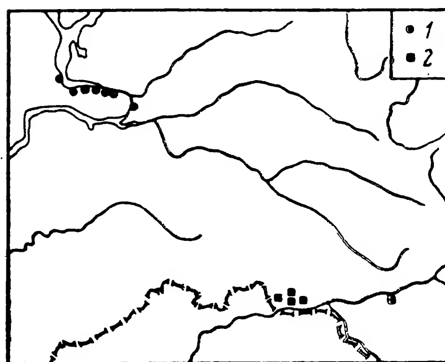


Рис. 6. Распространение *Schivereckia podolica* (1) на Приволжской возвышенности, *Trapa natans* (2) — в Заволжье.

уралья на территории Башкирии вид отмечен во всех лесных массивах севернее ж.-д. полотна Уфа—Ульяновск: «В 10 км к юго-вост. от с. Бакалы, средневозрастный дубово-липовый лес, обычно по просекам и дорогам, 27 VIII 1982; в окр. с. Мустафино, липняк снытевый, средневозрастный, обильно вдоль дорог, на полянах, отличается изрезанными листьями и ветвистым стеблем, 1 IX 1982; в 12 км к югу от с. Резяпово, липняки, по просекам и полянам, 5 IX 1982; на сев. от с. Чекмагуш, дубравы на возвышенности, обычен по просекам и полянам, лесным дорогам, в квартале 30 очень обилен, 6 VIII 1982». Южнее ж.-д. полотна Уфа—Ульяновск вид редеет: «Буздякский р-н Башкирской АССР, окр. с. Арсланова, дубово-липовый лес, местами, редко, 6 IX 1982; в лесах у с. Метевбаш, редко на лесных полянах и в овражных урочищах, 10 IX 1982; Давлекановский р-н, в 7 км к зап. от с. Кидрячево, дубово-липовый лес, просека, единично, 17 VII 1983». Южнее Белебеевского р-на вид встречать не приходилось, хотя пройдены были все лесные массивы. В пределах Татарского Закамья растение отмечено в двух пунктах: «По р. Ику у с. Ивановка, единично среди кустарников, 18 VIII 1983; Муслюмовский р-н, с. Красный Яр, дубрава с липняком, на вырубке и по дороге, много, 20 VIII 1983».

Леса западной части Высокого Заволжья (Татарская АССР, Куйбышевская и Оренбургская области) не имеют в своем составе *K. tatarica*. По-видимому, это объясняется тем, что здесь нет больших лесных массивов, а сохраняются

изреженные и остепненные леса, тогда как на Самарской Луке, в ее северной части, имеются довольно обширные лесные площади с условиями, отвечающими экологии вида. Согласно нашим наблюдениям, вид приурочен к древнему рельефу и долинам неогенового возраста, встречается в составе дубовых, дубово-липовых лесов или их замещающих осиновых, достаточно чувствителен к увлажнению (как к почвенному, так и воздушному) и освещению, поэтому в тенистых лесах под пологом не встречается, а поселяется на лесных полянах, просеках, у дорог, сильно страдает от сенокошения и хозяйственной деятельности человека. Будучи растением двух-трехлетним не выдерживает постоянного, ежегодного подрезания, обламывания, в этом случае вымирает, восприимчив к грибным заболеваниям (мучнисто-росяными грибами), нередко имеет плохую выполненность семян. Все эти факторы делают растения очень уязвимыми и в известной мере могут служить причинами, ведущими к вымиранию вида в локальных местообитаниях (рис. 5).

Из известных нам популяций высокожизненными можно назвать жигулевскую и две башкирские: в окр. с. Мустафино и в Чекмагушском р-не. В Жигулях вид охраняется на территории Жигулевского государственного заповедника, в Башкирии сохраняются от рубки некоторые лесные кварталы, поэтому были даны рекомендации районным советам ВООП и Министерству лесного хозяйства республики по организации заповедных территорий для охраны вида.

Schivereckia podolica (Bess.) Andrz. ex DC. — европейский горно-степной реликтовый вид, редкое, исчезающее растение европейского континента, известное из ряда мест Украины, Центрального района европейской части СССР, Среднего Поволжья и характерное для Урала (Белоусова и др., 1979; «Флора европейской части СССР», т. 4, 1979; «Редкие и исчезающие виды флоры СССР. . .», 1981; Горчаковский, Шурова, 1982; «Красная книга Башкирской АССР», 1984). Хотя систематика рода претерпела изменения (Алексеенко, 1950; «Флора европейской части СССР», т. 4, 1979): выделены новые виды, тем не менее род в целом нуждается в охране по всему ареалу. В пределах Жигулевской возвышенности до 1972 г. не было данных о распространении вида и состоянии его популяций. Согласно нашим исследованиям, вид встречается по всему Жигулевскому хребту, на протяжении 70 км, от Усольских гор на севере до Ширяевской долины на юге, а также на Сокольих горах, которые расположены южнее Жигулевских ворот на левобережье р. Волги (рис. 6, *1*; 7). Типичным местообитанием вида являются скалистые утесы, террасы, вершины гор и их склоны верхнего яруса северной экспозиции с поворотом на восток, запад и очень редко на юг, сложенные известняками и доломитами верхнепермской системы. Популяции образуют либо сплошной ковер, либо состоят из больших или малых группировок. Общая площадь, занятая видом в Жигулях, равняется примерно 100 га. Самые крупные популяции размещаются на Молодецком кургане, Лысой горе, несколько меньших размеров — на утесе Большой Бахиловой горы, на одной из вершин гор в Молебном овраге и в районе пос. Богатырь. Зацветает вид в конце апреля, массовое цветение приходится на первую неделю мая, осеменение наблюдается в июне. В настоящее время вид в Жигулях занимает значительные площади, популяции его жизненны и находятся под охраной в Жигулевском государственном заповеднике и в четырех памятниках природы. Вид не обнаружен на горе Ярыш-тау в Давлекановском р-не Башкирской АССР, где он был указан башкирскими ботаниками («Красная книга Башкирской АССР», 1984).

Trapa natans L. — палеогеновый реликт, широко распространенный на земном шаре в прошлые исторические времена, ныне спорадически произрастает в умеренных и тропических широтах Евразии, Африки, занесен в Австралию, Америку (Криштофович, 1957; «Жизнь растений», т. 5, 1981). В Восточной Европе вид редок, а местами (Среднее Поволжье и Заволжье) давно уже исчез. Единичные местонахождения имеются в Башкирии («Красная книга Башкирской АССР», 1984), Саратовской (по данным «Флоры юго-востока европейской части СССР», т. 5, 1931) и Ульяновской («Определитель растений Среднего Поволжья», 1984) областях. Для Куйбышевской обл. вид не показан, но есть устные сообщения жителей с. Богатого о том, что в местных озерах в пойме р. Самары вид



Рис. 7. *Schivereckia podolica* в Жигулях.

обитал. Эти данные перекликаются с указанием «Флоры юго-востока европейской части СССР» (т. 5, 1931) для Бузулукского уезда бывшей Самарской губ. Кроме того, известно, что р. Урал в отдельные годы соединялась водным каналом с р. Самарой через р. Камыш-Самару в районе сел Татищево—Переволоцкий, что дает основание предполагать возможный путь миграции вида из бассейна р. Урал в бассейн р. Самары. Наши поиски вида в пойме р. Самары пока не дали положительных результатов. Для Оренбургской обл. показания более многочисленные (Чибилев, 1983). 15 IX 1983 мы зарегистрировали произрастание вида в пойме р. Урал на лесном озере восточнее с. Городище (Чесноковское лесничество Краснохолмского лесхоза). 4—6 октября мы предприняли специальную экспедицию в район р. Урал, на территорию Илекского, Ташлинского р-нов Оренбургской обл., где, согласно указаниям А. А. Чибилева (1983), вид произрастает во многих озерах: Большое Орлово, Беспелюхино, Фарфосное, Липовое. Эти водоемы объявлены памятниками природы. Самые значительные заросли вида были выявлены на озерах Беспелюхино — 400, Пергузево — 250—300 м^2; на оз. Большое Орлово заросли оказались менее значительными — около 100 м^2. Не обнаружили вида на озерах Липовом и Фарфосном, однако нашли его в двух местах лесного озера-старицы (в 5 км южнее с. Кинделей). Одна заросль имела площадь около 50, другая — около 100 м^2. На оз. Лебяжьем, расположенном между селами Яманом и Студеным, вид исчез в резуль-

тате хозяйственной деятельности человека. В 40-х и 50-х годах текущего столетия плоды охотно использовало в пищу население местных сел, но сейчас это не наблюдается.

Современные исследования показывают, что вид довольно обычен в озерах-старицах правой поймы р. Урал на территории Илекского р-на Оренбургской обл. (рис. 6, *2*). Здесь он произрастает на илистом грунте при глубине погружения 60—120 см в условиях тихого водного течения, размещаясь главным образом по южной экспозиции водоемов, берега которых заросли пойменными дубово-вязовыми или тополевыми лесами. Вид обычно образует чистые заросли площадью от 50 до 400 м². Рядом с ним или близко к нему могут произрастать такие водные растения, как *Potamogeton lucens* L., *P. natans* L., *Nuphar lutea* (L.) Smith, *Salvinia natans* (L.) All.

По сведениям лесников-старожилов Илекского р-на, заросли вида 40 лет тому назад были более обширными и встречались по р. Кинделя в 50 км севернее р. Урал. Современное исчезновение вида в ряде озер, сокращение численности популяций связаны, видимо, с понижением уровня грунтовых вод, низкими паводковыми водами, что приводит к обмелению и высыханию отдельных озер. Немалый фактор беспокойства создают рыбаки, разрушая водную и прибрежно-водную растительность сетями, лодками, рыбацким инвентарем. По устному сообщению местного лесника, вид в одних местах исчезает, а в других расселяется. В большие полые воды плоды переносятся в новые озера, где их прежде не было. Так, 3 года тому назад вид появился на оз. Раковом, расположенном в 30 км восточнее с. Рассыпного. Вид хорошо сохраняется там, где его не беспокоит человек, а экологические условия обеспечивают ему жизнеспособность. К сожалению, озера, объявленные памятниками природы, не охраняются и местные жители не знают о том, что этот вид относится к редким растениям территории СССР и нуждается в охране.

Считаю своим долгом выразить глубокую благодарность В. Н. Тихомирову и Н. Н. Цвелеву за консультации и советы по изучению флоры, а также работникам лесного, сельского хозяйства, краеведческим организациям, районным советам ВООП Куйбышевской, Саратовской, Оренбургской областей, Башкирской АССР, Татарской АССР.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеенко М. И. О некоторых эндемиках известковой флоры европейской части СССР. — В кн.: Тр. НИИ биологии Харьков. ун-та, 1950, т. 13, с. 95—103. — *Белоусова Л. С., Денисова Л. В., Никитина С. В.* Редкие растения СССР. М.: Лесн. пром-сть, 1979. 216 с. — *Горчаковский П. Л., Шурова Е. А.* Редкие и исчезающие растения Урала и Приуралья. М.: Наука, 1982. 208 с. — *Жизнь* растений. Т. 5, ч. 2. М.: Просвещение, 1981. 512 с. — *Красная* книга Башкирской АССР. Уфа: Башк. кн. изд-во, 1984. 200 с. — *Красная* книга СССР: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. М.: Лесн. пром-сть, 1978. 459 с. — *Крашенинников И. М.* Анализ реликтовой флоры Южного Урала в связи с историей растительности и палеогеографией плейстоцена. — В кн.: Географическпе работы. М.: Изд-во географ. лит., 1951, с. 132—169. — *Криштофович А. Н.* Палеоботаника. Л.: Гос. науч.-тех. изд-во нефтяной и горно-топл. лит., 1957. 650 с. — *Кудинов К. А.* Жигулевский государственный заповедник. Куйбышев: Куйбышев. кн. изд-во, 1982. 48 с. — *Маевский П. Ф.* Флора средней полосы европейской части СССР. Л.: Колос, 1964. 880 с. — *Определитель* растений Башкирской АССР. М.; Л.: Наука, 1966. 495 с. — *Определитель* растений Среднего Поволжья. Л.: Наука, 1984. 392 с. — *Определитель* растений Татарской АССР. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1979. 371 с. — *Охраняемые* растения Саратовской области. Саратов: Приволж. кн. изд-во, 1979. 120 с. — *Памятники* природы Татарии. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1977. 144 с. — *Плаксина Т. И.* Реликты Жигулей. — В кн.: Интродукция, акклиматизация растений, их охрана и использование. Куйбышев: Изд-во Куйбышев. гос. ун-та, 1977, с. 54—61. — *Природа* Татарии и ее охрана. Вып. 2. Казань: Татар. кн. изд-во, 1971. 176 с. — *Редкие* и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. Л.: Наука, 1981. 264 с. — *Спрыгин И. И.* Выходы пород татарского яруса пермской системы в Заволжье как один из центров видообразования в группе калькофильных растений. — Сов. ботаника, 1934, № 4, с. 61—74. — *Терехов А. Ф.* Определитель весенних и осенних растений Среднего Поволжья и Заволжья. Куйбышев. кн. изд-во, 1969. 464 с. — *Флора* европейской части СССР. Л.: Наука, 1978, т. 3. 259 с.; 1979, т. 4. 355 с.; 1981, т. 5. 380 с. — *Флора* юго-востока европейской части СССР. Т. 5. М.; Л.: Гос. изд-во сельскохоз. и колх.-кооп. лит., 1931. 839 с.; т. 6. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936. 483 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Чибилев А. А.* Зеленая книга степного края. Челябинск: Юж.-Урал. кн. изд-во, 1983. 153 с.

Куйбышевский государственный университет.

Получено 26 II 1985.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.55 (437.2)

A. Špániková. Rastlinne spoločenstva radu Molinietalia W. Koch 1926 na Slovensku. — Acta Bot. Slov. Acad. Sci. Slovacae, Ser. A, 7. Bratislava, 1983. 144 S. (**А. Шпаникова. Растительные сообщества порядка Molinietalia W. Koch 1926 в Словакии.** 1983).

B. M. MIRKIN, A. I. SOLOMESHCH. (*A REVIEW*). *SHPANIKOVA A.* PLANT COMMUNITIES OF THE ORDER MOLINIETALIA W. KOCH 1926 IN SLOVAKIA. 1983

Рецензируемая монография, посвященная влажным лугам порядка Molinietalia W. Koch 1926, входит в серию книг фитосоциологов ЧССР, в которых подводятся итоги долголетних и достаточно детальных исследований растительности страны, выполняемых в соответствии с установками направления Браун-Бланке. Две работы этой серии — Moravec J. a kolektiv (1983) и Rybniček K. с соавторами (1984) — мы уже рецензировали (Миркин, Соломещ, 1985, 1986). От ранее рассмотренных сводок книга A. Špániková отличается более подробной характеристикой приводимых синтаксонов, для которых указаны не только списки «индикаторных» видов, но и синтетические таблицы ассоциаций и субассоциаций и вариантов. Для составления таких обобщенных характеристик было использовано 705 геоботанических описаний, выполненных разными авторами на территории Словакии. Значительную часть описаний сделала непосредственно Špániková.

После очень краткого «Введения» и главы «Материал и методы» помещена основная глава «Результаты и обобщения», которая открывается списком союзов порядка Molinietalia. Далее следуют подглавы, соответствующие союзам, и разделы, где приводится характеристика ассоциаций. Каждая подглава включает краткое описание союза со списком ассоциаций, субассоциаций и вариантов, карту распространения этих единиц на территории Словакии.

Текстовая характеристика ассоциаций очень короткая и сводится главным образом к описанию экологических и географических различий субассоциаций. Основную информацию читатель получает из таблиц. Всего автор характеризует 18 ассоциаций, в том числе 5 собственных, 2 из которых описаны впервые. Автор установила также 11 новых субассоциаций. Для новых синтаксонов указаны номенклатурные типы из ранее опубликованных фитоценотических таблиц.

Поскольку описанные луга по своему составу очень близки аналогичным сообществам СССР (они в целом соответствуют болотистым лугам, по А. П. Шенникову, 1941), приведем их продромус до уровня ассоциаций.

Кл. Molinio-Arrhenatheretea Tx. 1937
Molinietalia W. Koch 1926
Filipendulo-Petasition Br.-Bl. 1947
Petasitetum hybridi-kablikiani (glabrati) Sillinger 1933
Petasitetum hybridi Oberdorfer 1949
Filipenduletum ulmariae Passarge 1964
Calthion Tx. 1937
Angelico-Cirsietum oleracei (Tx. 1937) em Soó 1940
Cirsietum rivularis Nowiński 1927
Carici nigrae-Cirsietum rivularis ass. nova
Scirpetum sylvatici Maloch 1935

Juncetum filiformis Jonas 1933
Caricetum cespitosae Steffen 1931
Junco-Deschampsietum cespitosae Špániková 1982
Holcetum lanati (Issler 1936) em Passarge 1964
Alopecurion pratensis Passarge 1964
Alopecuretum pratensis Steffen 1931
Deschampsion cespitosae Horvatić 1930
Deschampsietum cespitosae Horvatić 1930
Loto teui-Deschampsietum cespitosae ass. nova
Carici praecocis-Alopecuretum pratensis Špániková 1975
Molinion caeruleae W. Koch 1926
Molinietum caeruleae W. Koch 1926
Carici davallianae-Molinietum caeruleae Špániková 1978
Silaetum silai (pratensis) Knapp 1946

Экологические различия наиболее существенны на уровне союзов. Ассоциации представляют собой более тонкие варианты условий местообитания и соответственно изменения состава и структуры сообществ, поэтому приведем краткие характеристики союзов и комбинации их диагностических видов, указанных Špániková для территории Словакии (автор подчеркивает их региональный характер).

Союз Filipendulo-Petasition объединяет высокотравные сообщества, произрастающие по берегам рек и ручьев. В основном это естественные пионерные сообщества на глинисто-песчаных почвах от богатых до бедных с устойчивым переувлажнением. Диагностические виды: *Filipendula ulmaria*, *Geranium palustre*, *Stachys palustris*, *Epilobium hirsutum*, *Lythrum salicaria.*

Calthion включает травянистые сообщества местообитаний в понижениях вблизи рек и ручьев, у родников с регулярной поемностью и высоким уровнем грунтовых вод. Почвы торфянисто-болотные, богатые, достаточно увлажненные. Диагностические виды: *Caltha palustris*, *Cirsium oleraceum*, *C. rivulare*, *Crepis paludosa*, *Geum rivale*, *Myosotis palustris*, *Polygonum bistorta*, *Scirpus sylvaticus*, *Trifolium hybridum.*

Alopecurion pratensis — это сообщества на регулярно заливаемых минеральных, богатых аллювиальных почвах с благоприятным воздушным и водным режимами. Диагностическая комбинация видов не указана, дана ссылка на H. Passarge (1964),[1] который придавал особое значение *Alopecurus pratensis* в сочетании с видами сухих лугов (этот союз очень характерен для пойм СССР).

Deschampsion cespitosae объединяет растительные сообщества влажных, нерегулярно затапливаемых местообитаний. Почвы обедненные, тяжелого механического состава с переменным водным режимом. Диагностические виды: *Deschampsia cespitosa*, *Carex vulpina*, *Cardamine pratensis*, *Gratiola officinalis*, *Scutellaria hastifolia*, *Thalictrum flavum.*

Molinion caeruleae распространен на почвах от песчаных до глинистых, от богатых до бедных, в основном оторфованных, с переменным водным режимом, что обусловливает пестроту флористического состава — сочетание влаголюбивых видов с сухолюбивыми. Диагностические виды: *Molinia caerulea*, *Allium angulosum*, *Carex tomentosa*, *Galium boreale*, *Genista tinctoria*, *Gentiana pneumonanthe*, *Inula salicina*, *Ophioglossum vulgatum*, *Selinum carvifolia*, *Serratula tinctoria*, *Succisa pratensis*, *Viola elatior*. В сообществах других союзов порядка Molinietalia эти виды встречаются очень редко.

Приведенная синтаксономия влажных лугов Словакии была сопоставлена авторами рецензии с ранее опубликованными сводками чешских фитоценологов. В данном случае нас интересовали различия двух синтаксономий, созданных для смежных регионов. Так, в работе Moravec J. a kolektiv (1983) в порядке Molinietalia указаны 5 союзов, причем только 3 общих: Alopecurion pratensis, Calthion, Molinion. Два союза — Cnidion venosi Bal.-Tul. 1965 и Veronico longifoliae—Lysimachion vulgaris (Pass. 77) Bal.-Tul. 1981 — не приведены

[1] Цитированные автором работы в библиографию к рецензии не включены.

в рецензируемой работе. Один из них — Cnidion venosi, как отмечает Špániková, E. Balátová-Tuláčková выделила из союза Deschampsion cespitosae.

В продромусе Moravec в порядке Molinietalia указаны 40 ассоциаций. Это более чем вдвое превышает их число в обзоре Špániková. Видимо, чешские фитосоциологи придерживаются более дробного понимания объема ассоциации, чем словацкие.

Сообщества союза Calthion северо-западной части Чехии недавно были предметом изучения Balátová-Tuláčková (1983a, b). Так же, как и в рецензируемой работе, у Balátová-Tuláčková союз Calthion представлен восьмью ассоциациями, однако среди них только две оказались общими: Angelico-Cirsietum oleracei Tx. 1937 и Scirpetum silvatici Maloch 1935.

Весьма интересно сопоставить характеристики этих единиц и таким образом оценить степень вариации в пределах ассоциации, допускаемую чехословацкими исследователями (см. таблицу).

Результаты сопоставления сообществ ассоциации
Angelico-Cirsietum oleracei Tx. 1937
по работам Španicová (1983) и Balátová-Tuláčková (1983b)

Классы постоянства	Общее число видов		Число общих видов	
	Špánicová	Balátová-Tuláčková	абсолютное значение	процент
I—V	132	84	38	21
III—V	30	34	25	64
IV—V	13	14	12	80
V	7	7	7	100

Ассоциация Angelico-Cirsietum oleracei в рецензируемой монографии не подразделена на субассоциации и охарактеризована по 16 описаниям. Balátová-Tuláčková различает в пределах этой ассоциации 4 субассоциации (в ее таблице приведены всего 9 описаний). При сопоставлении флористического состава ассоциации у двух авторов ее разделение на субассоциации не принималось нами во внимание. Как видно из таблицы, несмотря на значительные расхождения флористического состава (всего 21 % общих видов), группа видов с высоким постоянством сохраняется весьма устойчивой. Состав видов V класса постоянства сохраняется без изменений.

Аналогичная ситуация была выявлена при сравнении диагностических таблиц субассоциации Scirpetum sylvatici typicum Passarge 1964. В таблицах Špániková для этой субассоциации указаны 116 видов, у Balátová-Tuláčková — 59. Общих — 33, однако среди видов с постоянством IV—V классов общих было уже 75 %.

Таким образом, можно видеть, что ядра постоянных видов у ассоциаций и субассоциаций сохраняются достаточно устойчивыми, в то время как состав видов с невысоким постоянством может существенно меняться.

Анализ рецензируемой монографии позволяет сделать несколько выводов, интересных для советских фитоценологов в том отношении, что они дают возможность лучше понять методы работы во флористико-социологическом направлении Браун-Бланке, которое представляет Špániková (в ЧССР, видимо, на сегодняшний день это направление развивается наиболее активно).

1. Даже в пределах одной страны и одного порядка Molinietalia у разных авторов допускаются серьезные расхождения в составе союзов и еще большие — в составе ассоциаций и субассоциаций. В некоторой мере это можно объяснить географической спецификой, однако главная причина, видимо, в особенностях школ чешских и словацких фитосоциологов, развивающихся в известной мере автономно.

2. При серьезном расхождении, которое допускают сторонники направления Браун-Бланке для состава диагностических видов союзов (это было ранее отмечено нами в цитированной рецензии на работу Moravec a kolektiv, 1983),

обращает на себя внимание жесткость критериев ассоциации. Фитоценоны, выделенные в разных районах, относятся к одной ассоциации лишь в том случае, если у них идентично ядро постоянных видов.

3. Советским исследователям, которым приходится работать на несравненно больших по масштабу территориях, целесообразно стремиться (хотя бы на основе коллективной договоренности) к более общему пониманию высших рангов синтаксономической иерархии. Иначе ориентация в разнообразии классификационных схем будет слишком сложной.

В заключение следует дать рецензируемой монографии самую высокую оценку.

ЛИТЕРАТУРА

Миркин Б. М., Соломещ А. И. (*Рец.*). *Моравец Дж. и др.* Растительные сообщества Чешской Социалистической Республики и опасность их исчезновения. 1983. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 12, с. 1718—1722. — *Миркин Б. М., Соломещ А. И.* (*Рец.*). *Рибничек К., Балатова-Тулачкова Е., Неухаузл Р.* Обзор растительных сообществ торфянистых болот и влажных лугов Чехословакии. 1984. — Бот. журн., 1986, т. 71, № 4, с. 564—567. — *Шенников А. П.* Луговедение. Л.: Изд-во ЛГУ, 1941. 511 с. — *Balátová-Tuláčková E.* Feuchtwiesen des Landschaftschutzgebietes Jizerské hory. I. — Folia Geobot. Phytotax., 1983a, vol. 18, N 2, p. 113—136. — *Balátová-Tuláčková E.* Feuchtwiesen des Landschaftschutzgebietes Jizerské hory. II. — Folia Geobot. Phytotax., 1983b, vol. 18, N 3, p. 247—285. — *Moravec J. a kolektiv.* Rostlinná společenstva České Socialistické Republiky a jejich ohrožení. — Severočeskou přirodou. Příloha, 1. Litoměřice, 1983. 128 p. — *Rybniček K., Balátová-Tuláčková E., Neuhäusl R.* Přehled rostlinných společenstev rašelinišť a mokřadnich luk Československa. Praha: Acad. Naklad. Čs. akad. věd, 1984. 124 p.

Б. М. Миркин, А. И. Соломещ.

Башкирский государственный университет,
Институт биологии БФАН СССР,
Уфа.

Получено 24 VI 1985.

УДК 019.941:002.01:561.29 (93) Бот. журн., т. 71, № 5

Galloway D. J. Flora of New Zealand Lichens. — Wellington: P. D. Hasselberg, New Zealand, 1985, p. IX—IXXII, 1—662 (**Галловей Д. Дж. Флора новозеландских лишайников.** — Веллингтон: П. Д. Хасселберг, Новая Зеландия, 1985).

N. S. GOLUBKOVA. *D. J. GALLOWAY. (A REVIEW)*

Флора лишайников как тропических, так и умеренных областей южного полушария до сих пор остается все еще слабо изученной, что безусловно тормозит развитие исследований в области как систематики, так и экологии и географии лишайников в целом, поэтому выход в свет монографии «Флора новозеландских лишайников» представляет очень большой интерес.

Монография является первым томом, посвященным криптогамным растениям, в серии «Флора Новой Зеландии».

Новозеландская лихенофлора очень разнообразна по своему составу и относится к числу наиболее интересных и хорошо сохранившихся в наш век интенсивной антропогенной нагрузки.

Лишайники играют заметную роль в растительном покрове Новой Зеландии, особенно во влажных лесных областях этой страны, где они нередко являются доминирующим компонентом в составе эпифитной напочвенной растительности.

Новая Зеландия — один из центров видового разнообразия ряда родов лишайников, например *Placopsis*, *Menegazzia*, *Pseudocyphellaria*, *Sticta*, *Neuropogon* и других, нередко представленных в северном полушарии всего одним или несколькими видами. В составе ее флоры очень высок и видовой эндемизм среди лишайников. Однако до последнего времени эта флора не привлекала внимания, лишь последние 10—15 лет пробудился заметный интерес к изуче-

нию флоры, экологии, экофизиологии, географии новозеландских лишайников и началось планомерное изучение лихенофлоры этой страны.

Рецензируемая монография подводит итог десятилетним исследованиям флоры лишайников Новой Зеландии новозеландским лихенологом доктором D. J. Galloway. Монография основана на оригинальных материалах, полученных в результате обработки обширных коллекций, собранных автором во время полевых исследований в различных районах Новой Зеландии. Кроме того, автор критически изучил коллекции новозеландских лишайников в крупнейших гербариях Новой Зеландии и Европы, при этом уделив особое внимание исследованию типовых образцов.

Книга состоит из двух частей. В первой, вводной части кратко и четко освещаются материалы и методы работы. Помимо «Введения», к этому разделу монографии можно отнести краткий обзор истории лихенологических исследований в Новой Зеландии, а также список коллекторов новозеландских лишайников с указанием гербариев, где хранятся их сборы, перечень литературы по таксономии лишайников Новой Зеландии, составленный в хронологическом порядке за период с 1781 по 1983 гг., указатель сокращений, используемых в тексте, список принятых сокращений фамилий авторов при таксонах; там же указаны страна, где автор работал, и годы его жизни.

Вторая, основная часть монографии названа «Лишайники». Она начинается с ключей для определения родов лишайников, которые представлены в довольно оригинальной форме. С целью удобства пользования определительными таблицами автор избегает единого громоздкого ключа для определения 210 родов новозеландской лихенофлоры. Вместо него он предлагает 6 таблиц для определения родов в пределах групп, выделенных в зависимости от жизненной формы лишайникового таллома (корковые, плакодиодные, чешуйчатые, листоватые, нитевидные, кустистые).

Основной объем книги — 622 с. — занимают описания родов и видов лишайников новозеландской флоры с таблицами для идентификации их видов. В монографии в составе новозеландской флоры описываются 958 таксонов, относящихся к 210 родам. Как отмечает автор, в связи с тем, что до сих пор отсутствует удовлетворительная филогенетическая система грибов, включающая и лихенизированные грибы, или лишайники, в тексте монографии роды расположены в алфавитном порядке. Диагностическое описание рода обычно сопровождается примечанием, содержащим сведения об объеме рода и характере географического распространения его представителей на земном шаре и в пределах Новой Зеландии, при этом также цитируются известные наиболее крупные таксономические сводки по этой группе лишайников.

После таблиц для определения видов рода, встречающихся в Новой Зеландии, следуют описания видов, также расположенных по алфавиту. Для каждого вида приводится номенклатурная «цитата». Так, после ссылки на литературный источник принятого названия вида указаны его базионим и те его синонимы, под которыми он упоминался в лихенологической литературе по Новой Зеландии. Для видов, описанных на материале новозеландской флоры, указываются голотипы и лектотипы и Гербарии, где они хранятся. В том случае, когда новозеландские таксоны уже были ранее типизированы в литературе, даны литературные цитаты. В некоторых случаях, когда голотип и лектотип не могут быть изучены, цитируются изотипы или синтипы. Описания видов хотя и даны по стандартной форме, но основаны на изучении автором новозеландского материала. Они включают диагностическое описание таллома и плодовых тел, а также химические характеристики. Для каждого вида приводятся сведения об экологии и распространении в Новой Зеландии, а также биогеографическая характеристика.

В составе флоры лишайников Новой Зеландии автор выделяет 10 биогеографических элементов: эндемичный (ареалы видов в пределах Новой Зеландии и субантарктических островов), австралийский (ареалы в пределах Австралии и Новой Зеландии), южный (аустральный, ареалы охватывают Новую Зеландию, субантарктические острова и южную часть Южной Америки), космополитный, биполярный, западно-пацифический, пантропический, палеотропический, циркумпацифический, южный ксеротический (ареалы в пределах районов Южной

Африки, Западной и Южной Австралии,? Тасмании, Новой Зеландии, для которых обычно характерны зимние дожди и летние засухи). Несмотря на свою краткость, эти биогеографические характеристики видов представляют собой большую ценность, так как дают богатый материал для суждения о степени самобытности новозеландской флоры и ее флористических связях с другими регионами земного шара.

В конце монографии даны краткий словарь ботанических терминов, дополнения к некоторым родам, индекс таксонов и их синонимов.

Книга прекрасно издана и иллюстрирована цветными таблицами, демонстрирующими внешний вид таллома некоторых видов лишайников. В ней приведены 3 географические карты. Одна из них — географическая карта территории Голантарктического царства, вторая — географическая карта Новой Зеландии и прилегающих островов, третья — демонстрирует провинциальное деление Северного и Южного островов Новой Зеландии, используемое при указании географического распространения таксонов.

Издание книги «Флора новозеландских лишайников» — заметное явление в области лихенологии. Она является первой критической сводкой по флоре лишайников одного из регионов южного полушария, изданной в наше столетие. Основанная на оригинальных материалах и критической обработке всех сведений, накопленных по новозеландской лихенофлоре почти за 300 лет, монография написана на высоком научном уровне с учетом всех современных данных по таксономии лишайников. Книга содержит богатейшие материалы по видовому составу, экологии и географии лишайников одного из интереснейших и очень отдаленных от нас регионов земного шара. По свидетельству самого автора, несмотря на довольно большое число таксонов, представленных в монографии, они не исчерпывают всего родового, а особенно видового богатства новозеландской лихенофлоры и охватывают приблизительно 60 % ее состава. Такая неполнота знаний прежде всего относится к группе корковых лишайников. Например, неполностью изучен видовой состав таких трудных для идентификации родов лишайников, как род *Acarospora*, среди представителей которого для новозеландской флоры приводятся всего 4 вида; род *Lecanora*, в составе которого особенно слабо изучены виды, обитающие на коре деревьев и гниющей древесине; роды *Ochrolechia*, *Porina*, *Verrucaria*, *Rhizocarpon*. Но и среди макролишайников имеются слабо исследованные группы, например род *Usnea*.

Как отмечает автор, та огромная работа, которая была проведена им по обработке всего гербарного и литературного материала и написанию данной монографии, вряд ли была бы возможной без помощи и консультаций крупнейших лихенологов мира. Среди них он прежде всего упоминает James Murray, под руководством которого делал первые шаги в области изучения новозеландских лишайников и кому он посвящает свой труд, а также таких современных лихенологов, как P. James, J. Poelt, R. Santesson, T. Ahti, O. Almborn, J. M. Brodo и многих других, главным образом известных монографов по систематическим группам лишайников.

Книга безусловно представляет интерес прежде всего для лихенологов-систематиков и флористов, а также для фитогеографов, изучающих хорологию лишайников, и специалистов, ведущих флорогенетические исследования. В ней содержатся богатейшие материалы не только для лихенологов, но и ботаников других специальностей, особенно для тех, кто занимается разработкой вопросов фитохориономии.

Н. С. Голубкова.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 31 X 1985.

CONTENTS

Page

Shulkina T. V. On the significance of biomorphological characters in the plant systematics . . . 569

Ipatov V. S., Kirikova L. A. Coenoelements in the vegetational cover . . . 580

Mirkin B. M., Gorskaya T. G., Nikulina G. A., Rosenberg G. S. On some pattern in the differentiation of cultivated herb coenopopulations during mixed herbaceous crop succession . . . 588

COMMUNICATIONS . . . 599

Ananiev A. R., Zakharova T. V. On *Protohyenia janovii* (*Cladoxylopsida*) from the Emsian of Siberia. (599). — **Arkhangelsky D. B., Kozhevnikov Yu. P.** Pollen morphology of the genus *Dryas* (*Rosaceae*) and some problems of its systematics. (605). — **Geldikhanov A. M.** Botanico-geographical analysis of *Apiaceae* from Kopetdag Mountain. (609). — **Khvedynich O. A., Serdiuk L. S.** Chromatin condition in the nuclei of Triticale embryo sac cells. (617). — **Naumova L. V.** Phellogen initiation and the formation of periderm cells in *Phellodendron amurense* (*Rutaceae*) (ultrastructural data). (622). — **Rzaeva S. G.** Benthic diatoms of the Mingechaur reservoir. (627). — **Akhmetova N. I.** Seasonal changes in the composition of diatoms from Eastern Balkhash Lake. (631). — **Medvedeva L. A.** Algal flora of the Serebryanka River basin (Primorye Region). (634). — **Pecheniuk E. V.** Dynamics of the overgrowth of flood plain lakes in Khopersk State reserve. (637). — **Zhukova A. L., Rebristaya O. V.** To the liverwort flora of the Matyuiyakha River Region (Yamal Peninsula). (642). — **Melikov R. K.** Fluctuation of total phytomass in some desert phytocoenoses of Shirvan sloping plain. (649). — **Syomkin B. I., Borzova L. M.** A comparative analysis of the lists of vascular plant species from islands Far-eastern State Marine reserve. (652).— **Malysheva G. S.** Phenorhythmotypes of the Badghyz pistachio woodlands. (657). — **Alexeyev V. A., Andreyeva E. N., Gorshkov V. V., Druzina V. D., Menshikova G. P., Chertov O. G., Yarmishko V. T.** The impact of emission of coal electric power station upon waterlogged North taiga pine forests. (664).

NEW TAXA . . . 673

Glezer Z. I., Makarova I. V. News order and family of diatoms (*Bacillariophyta*). (673).

FLORISTIC FINDINGS . . . 677

Sekretareva N. A. Floristic findings in the Penkigney Bay, Chukotka Peninsula. (677). — **Torosjan G. K.** *Cephalanthera kurdica* and *Epipactis persica* (*Orchidaceae*) — news species for the flora of the USSR. (683). — **Ulanova K. P.** On the distribution of *Pulsatilla turczaninovii* (*Ranunculaceae*) and *Exochorda serratifolia* (*Rosaceae*) in the Primorye Region. (687).

METHODS IN THE BOTANICAL RESEARCH . . . 689

Koklacheva-Koklach S. R., Nikulina G. N. The use of active dyes for the identification of cells damaged by high temperature (as exemplified by *Pisum sativum*). (689).

PROTECTION OF THE PLANT WORLD . . . 695

Plaksina T. I. New data on some rare plants of the south-east of the European part of the USSR and their protection. (695).

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY . . . 703

Mirkin B. M., Solomeshch A. I. *A. Shpanikova.* Plant communities of the order Molinietalia W. Koch 1926 in Slovakia. 1983. (703). — **Golubkova N. S.** *D. J. Galloway.* Flora of New Zealand lichens. 1985. (706).

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Шулькина Т. В. О значении биоморфологических признаков в систематике растений 569
Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Ценоэлементы в растительном покрове 580
Миркин Б. М., Горская Т. Г., Никулина Г. А., Розенберг Г. С. О некоторых закономерностях дифференциации ценопопуляций культурных трав в ходе сукцессии травосмеси 588

СООБЩЕНИЯ 599

Ананьев А. Р., Захарова Т. В. О *Protohyenia janovii* (*Cladoxylopsida*) из эмса Сибири. (599). — **Архангельский Д. Б., Кожевников Ю. П.** Морфология пыльцы рода *Dryas* (*Rosaceae*) и некоторые вопросы его систематики. (605). — **Гельдиханов А. М.** Ботанико-географический анализ *Apiaceae* из Копетдага. (609). — **Хведынич О. А., Сердюк Л. С.** Состояние хроматина в ядрах клеток зародышевого мешка тритикале. (617). — **Наумова Л. В.** Заложение феллогена и формирование клеток перидермы у *Phellodendron amurense* (*Rutaceae*) (ультраструктурные данные). (622). — **Рзаева С. Г.** Диатомовые водоросли бентоса Мингечаурского водохранилища. (627). — **Ахметова Н. И.** Сезонная смена состава диатомовых водорослей Восточного Балхаша. (631). — **Медведева Л. А.** Альгофлора бассейна реки Серебрянки (Приморский край). (634). — **Печенюк Е. В.** Динамика зарастания пойменных озер в Хоперском государственном заповеднике. (637). — **Жукова А. Л., Ребристая О. В.** К флоре печеночных мхов района реки Матюйяха (полуостров Ямал). (642). — **Меликов Р. К.** Колебания веса общей фитомассы в некоторых пустынных фитоценозах Ширванской наклонной равнины. (649). — **Сёмкин Б. И., Борзова Л. М.** Сравнительный анализ списков видов сосудистых растений островов Дальневосточного государственного морского заповедника. (652). — **Малышева Г. С.** Феноритмотипы фисташниковых редколесий Бадхыза. (657). — **Алексеев В. А., Андреева Е. Н., Горшков В. В., Друзина В. Д., Меньшикова Г. П., Чертов О. Г., Ярмищко В. Т.** Влияние выбросов работающей на угле электростанции на заболоченные северотаежные сосняки. (664).

НОВЫЕ ТАКСОНЫ 673

Глезер З. И., Макарова И. В. Новые порядок и семейство диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*). (673).

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 677

Секретарева Н. А. Флористические находки в кутовой части бухты Пенкигней (Чукотский полуостров). (677). — **Торосян Г. К.** *Cephalanthera kurdica* и *Epipactis persica* (*Orchidaceae*) — новые виды для флоры СССР. (683). — **Уланова К. П.** О распространении *Pulsatilla turczaninovii* (*Ranunculaceae*) и *Exochorda serratifolia* (*Rosaceae*) в Приморском крае. (687).

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ 689

Коклачева-Коклач С. Р., Никулина Г. Н. Применение активного красителя для выявления клеток, поврежденных высокой температурой (на примере корня *Pisum sativum*). (689).

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА 695

Плаксина Т. И. Новые данные о редких растениях юго-востока европейской части СССР и их охрана. (695).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 703

Миркин Б. М., Соломещ А. И. *А. Шпаникова.* Растительные сообщества порядка Molinietalia W. Koch 1926 в Словакии. 1983. (703). — **Голубкова Н. С.** *Галловей Д. Дж.* Флора новозеландских лишайников. 1985. (706).

К СВЕДЕНИЮ АВТОРОВ

В IV квартале 1986 г. издательство «Наука» готовит к выпуску книгу **«Арктическая флора СССР», вып. IX, ч. 2 (отв. редактор Б. А. Юрцев)**

Книга содержит разностороннюю характеристику представителей крупного и важного семейства бобовых арктической флоры СССР (94 видов и подвидов из 8 родов). Приводятся общая характеристика семейства, его роли в композиции арктических флор, его биоценотических связей, подробные ключи для определения родов, видов и подвидов. Большое внимание уделяется географии и экологии таксонов, их роли в растительном покрове, изменчивости на протяжении ареала, отношениям с родственными таксонами и вероятному происхождению. На 42 картах показано распространение в северных районах СССР 78 видов и подвидов. Обработки ряда критических групп остролодочников, астрагалов, копеечников, чины имеют монографический характер и вносят много нового в систематику этих групп; в Addenda вынесены описания 19 новых видов и подвидов. Многие виды бобовых играют существенную роль в растительности Арктики, являются ценными кормовыми растениями; среди них немало эндемичных и реликтовых таксонов.

Книга предназначена для систематиков, флористов, геоботаников, биогеографов, специалистов сельского хозяйства Крайнего Севера и всех, интересующихся растительным миром Севера.

Заказы на книгу отправляйте по адресу: 197345, Ленинград, Петрозаводская ул., 7. Магазин «Книга — почтой» Северо-Западной конторы «Академкнига» или в местные магазины «Академкнига».

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Л. Б. Наместникова* и *Г. И. Суворова*

Сдано в набор 10.02.86. Подписано к печати 11.05.86. М-18699. Формат бумаги 70×108 1/16.
Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 13.3.
Усл. кр.-отт. 13.74. Уч.-изд. л. 15.85. Тираж 2311. Тип. зак. 142.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука»,
Ленинградское отделение, 199034, Ленинград, В-34, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12







Таблица I. *Protohyenia janovii.*

1 — экз. № 155, сложно дихотомирующие боковые придатки о множеством терминальных спорангиев (×1.8); *2* — экз. № 150; *3* — экз. № 150-*А* — отпечаток и противоотпечаток главной оси с мутовчато (?) расположенными боковыми придатками (*2* — ×2.7, *3* — ×1.8).

1/2 I Зак. 142

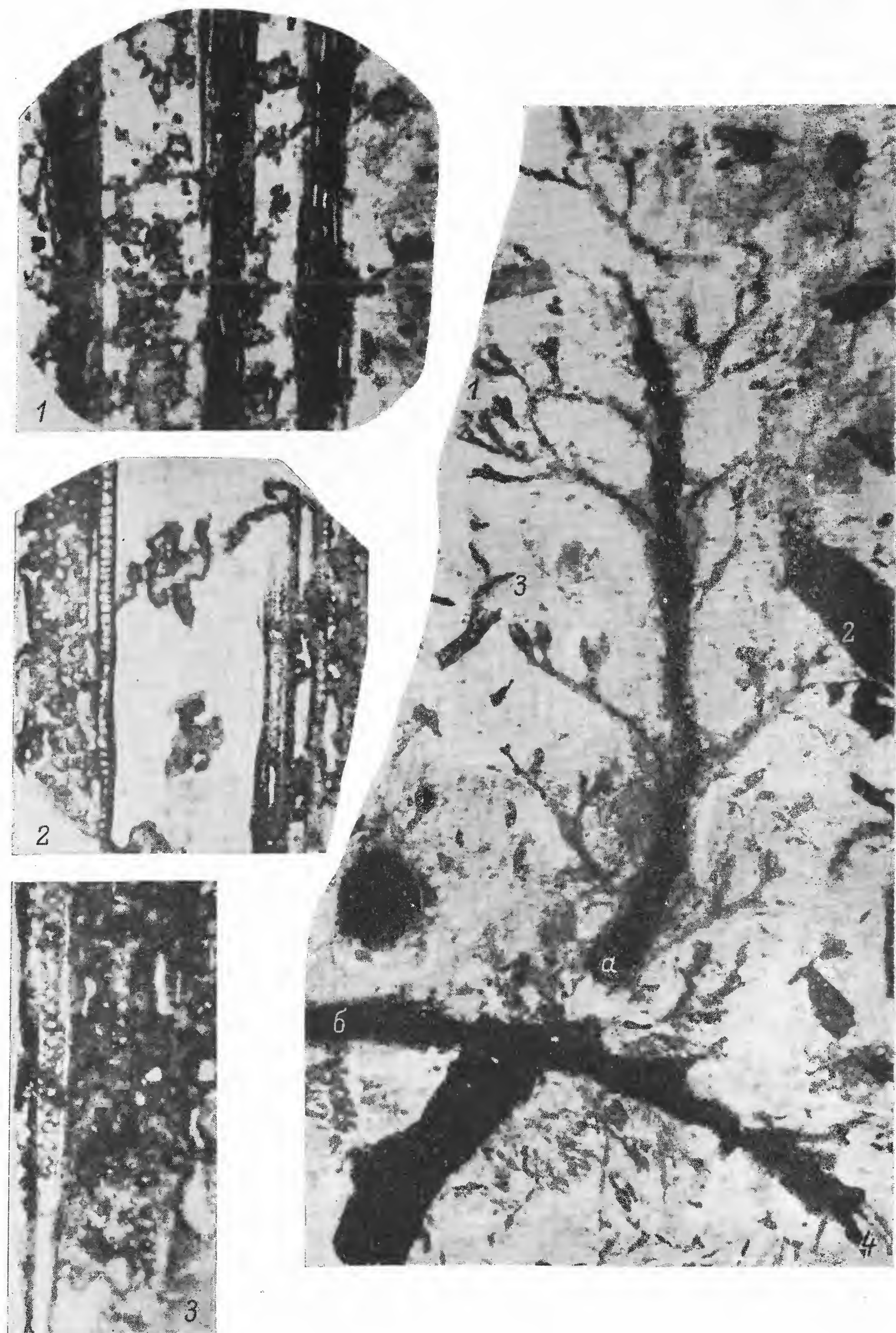


Таблица II. *Protohyenia janovii*.

1—3 — продольный срез с образца, изображенного на *4*, ось *а* (*1* — три пучка ксилемы, ×23; *2* и *3* — трахеиды с точечными утолщениями, *2* — ×36, *3* — ×45); *4* — экз. № 153 (ось *а* — голотип), две скрещивающиеся оси, из которых одна фертильна почти полностью (ось *а*), ось *б* также фертильна, но имеет худшую сохранность (×1.8).

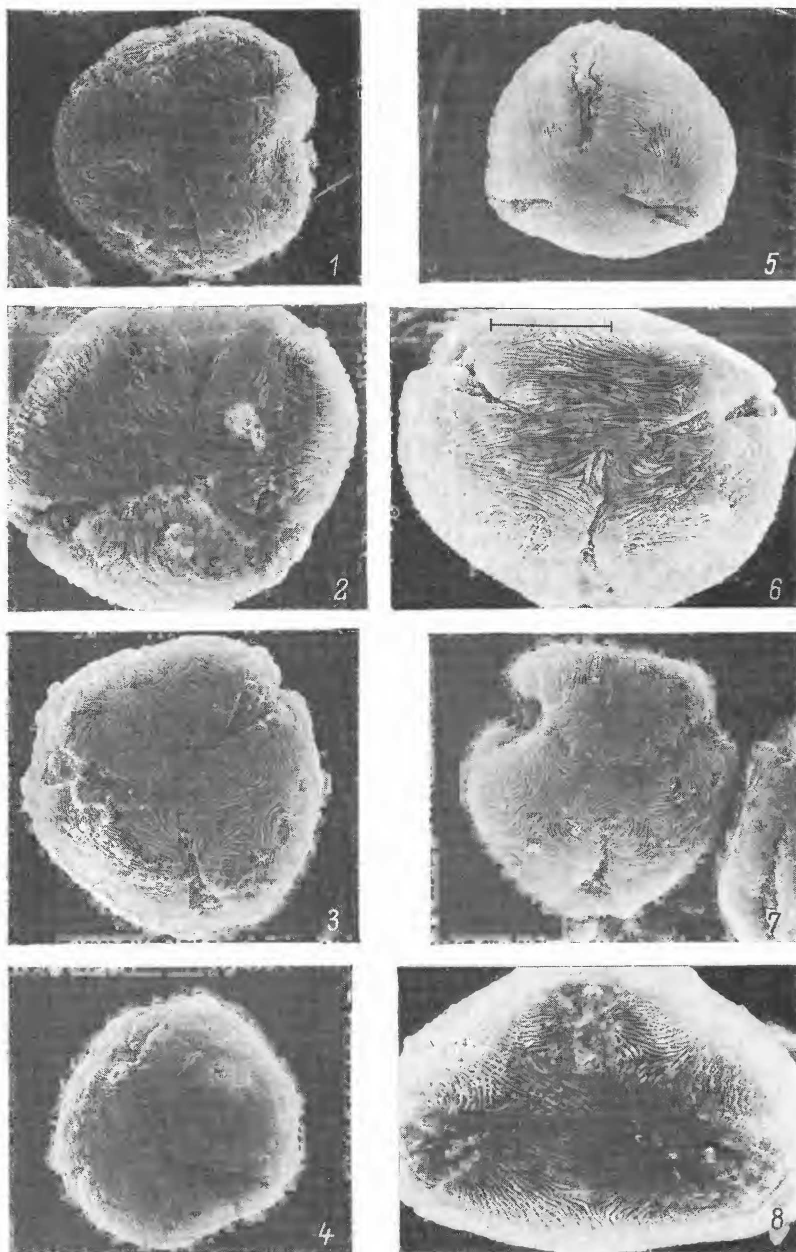


Таблица I

1 — *Dryas octopetala*, Sweden, lacus Torneträsk, h 430 m, 5 VII 1946, E. Asplund; 2 — *D. caucasica*, Абхазия, 24 VII 1935, А. А. Колаковский; 3 — *D. punctata*, Таймыр, горы Бырранга, 1980, Ю. П. Кожевников; 4 — *D. kamtschatica*, Камчатка, Темплум, 27 VII 1930, П. Т. Новограбленков; 5 — *D. integrifolia*, Чукотский п-ов, р. Чегитунь, 16 VIII 1938, А. А. Трушковский; 6 — *D. grandis*, плато Путорана, оз. Капчук, 26 VI 1979, Б. Н. Норин; 7 — *D. viscosa*, Восточная Сибирь, р. Мая, 25 VI 1956, Зуяма; 8 — *D. drummondii*, Аляска, 64°20′ с. ш., 150°15′ з. д., 1964. Viereck. Увеличение: 1, 3—7 — 3200; 2, 8 — 3000. Все исследованные образцы хранятся в гербарии БИНа (LE).

К с. 606

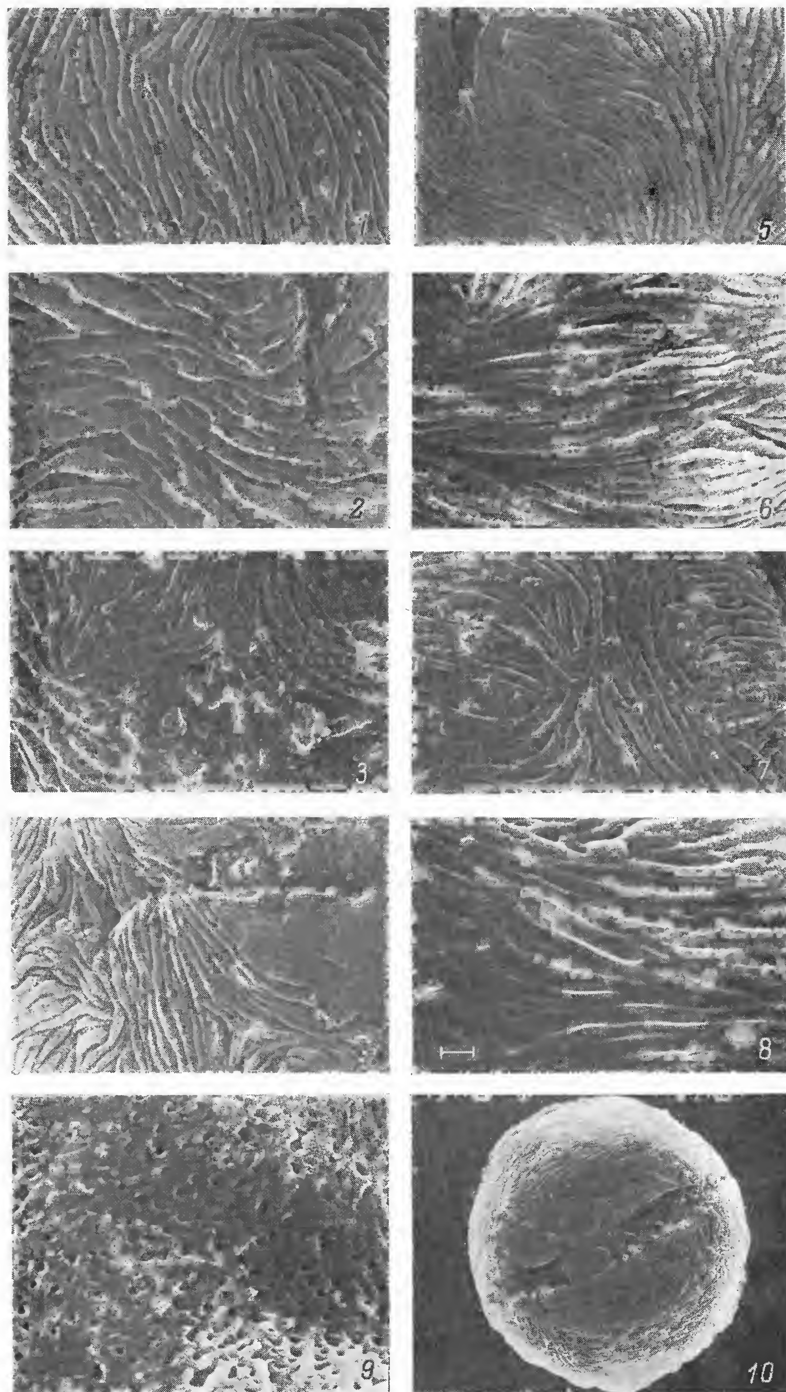


Таблица II

1 — *Dryas octopetala*; *2* — *D. caucasica*; *3*, *10* — *D. punctata*; *4* — *D. kamtschatica*; *5* — *D. integrifolia*; *6* — *D. grandis*; *7* — *D. viscosa*; *8* — *D. drummondii*; *9* — *D. tschonoskii*, Дальний Восток, Аян, 29 VI 1916, Д. Н. Кашкаров. Увеличение: *1*—*9* — 10 000; *10* — 3000.

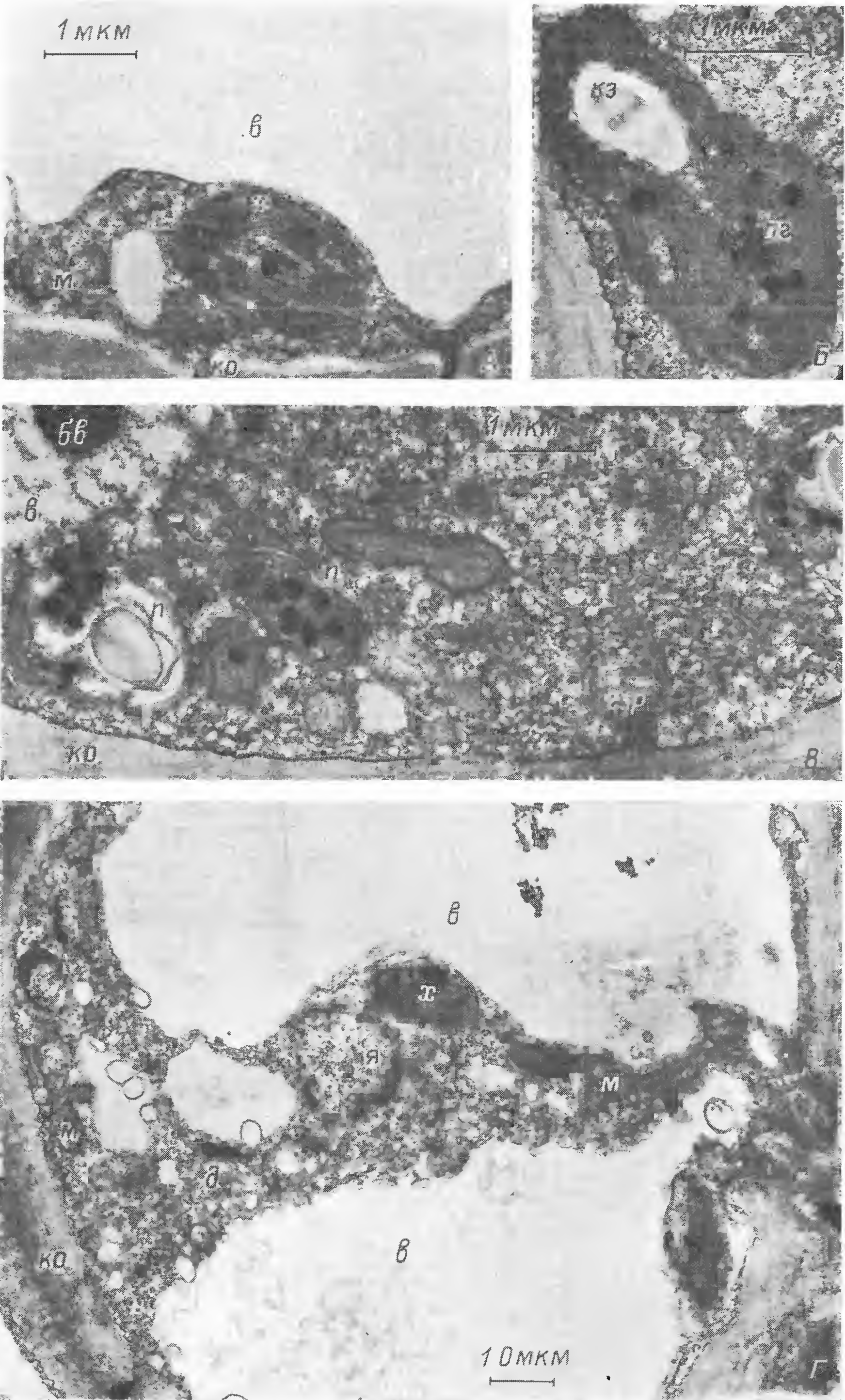


Таблица I

А — фрагмент субэпидермальной клетки коры *Phellodendron amurense* до появления первых делений, *Б* — хлоропласт феллодермы, *В* — фрагмент эпидермальной клетки после заложения феллогена, *Г* — делящаяся клетка коровой паренхимы в момент образования клеточной пластинки. *в* — вакуоль, *х* — хлоропласт, *м* — митохондрия, *ко* — клеточная оболочка, *кз* — крахмальное зерно, *пг* — пластоглобулы, *бв* — белковое включение, *я* — ядро, *п* — пластида, *гэр* — гранулярный эндоплазматический ретикулум, *д* — диктиосома.

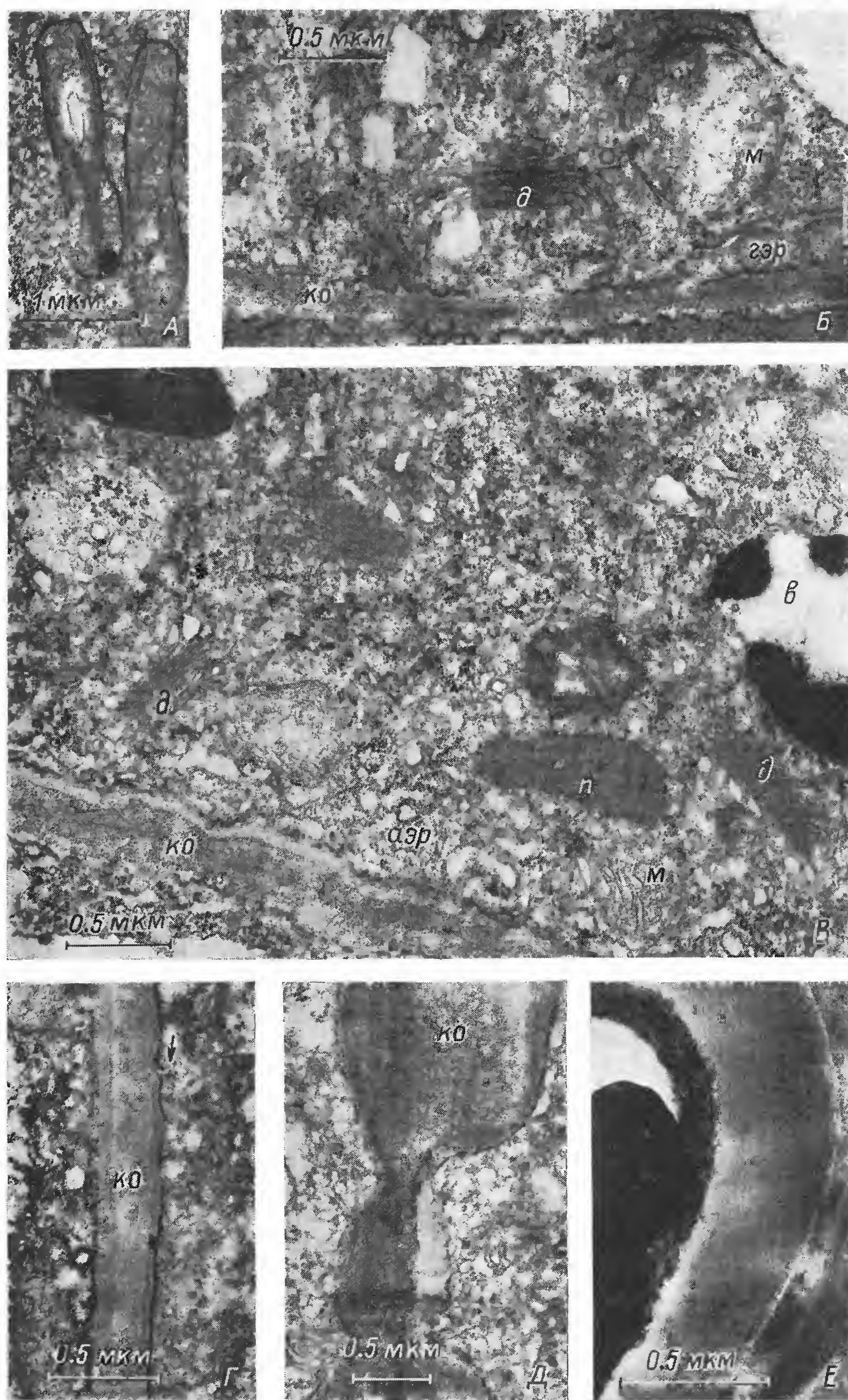


Таблица II

А — пластиды клетки феллогена *Phellodendron amurense*; *Б* — диктиосома, митохондрия, эндоплазматический ретикулум и другие органеллы клетки феллогена; *В*, *Г* — фрагменты дифференцирующихся клеток феллемы в момент заложения субериновых пластинок; *Д* — частично суберинизированная оболочка клетки феллемы с плазмодесмами; *Е* — суберинизированная оболочка дифференцированной клетки феллемы. *аэр* — агранулярный эндоплазматический ретикулум; остальные обозначения, как в табл. I.

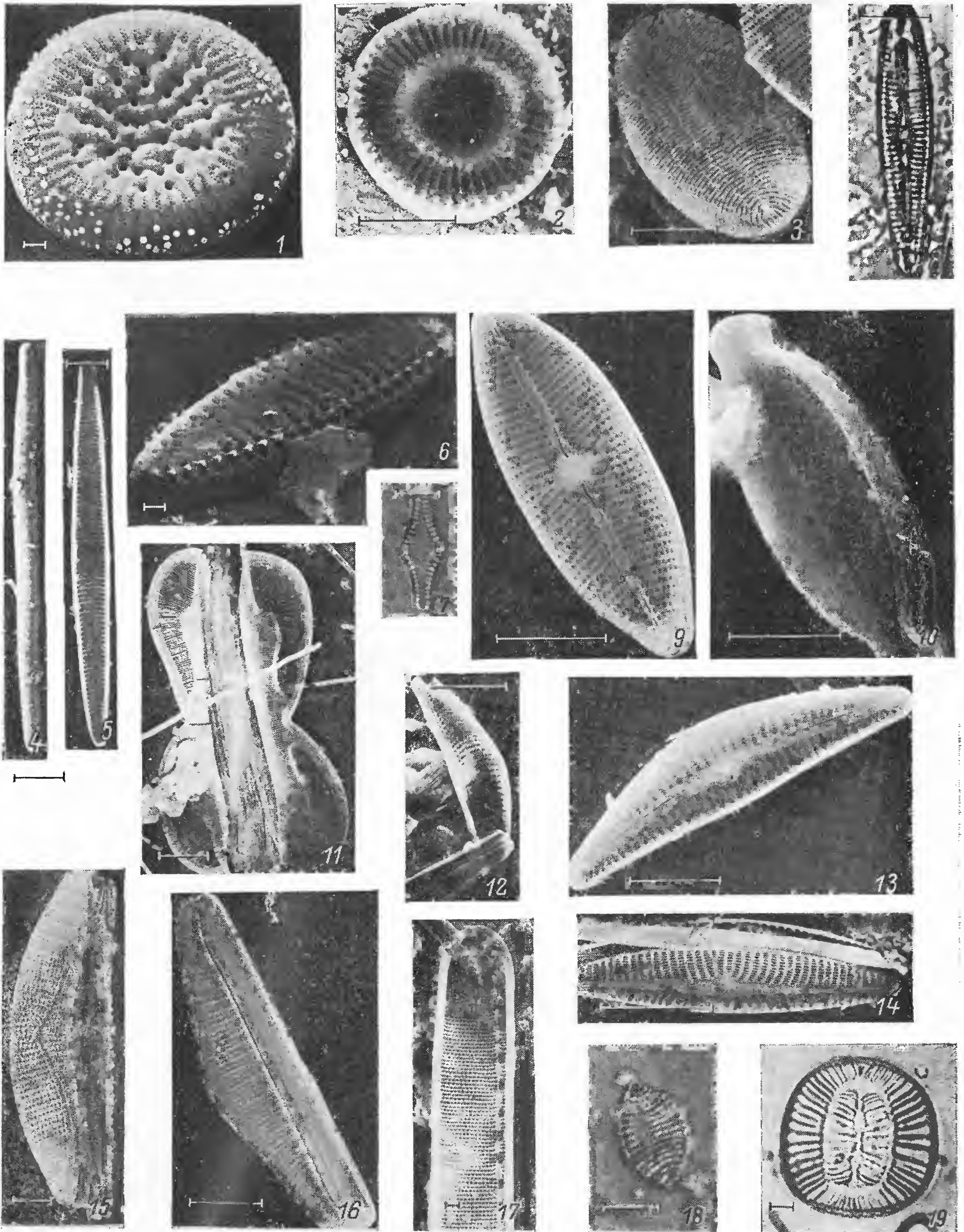


Таблица I. Летний комплекс диатомовых водорослей Восточного Балхаша.

1 — *Cyclotella comta* var. *comta*, *2* — *C. meneghiniana*, *3* — *Cocconeis placentula* var. *euglypta*, *4* — *Diatoma elongatum* var. *tenue*, *5* — *Synedra ulna* var. *ulna*, *6* — *Fragilaria brevistriata* var. *brevistriata*, *7* — *F. construens* var. *construens*, *8* — *Rhoicosphenia curvata*, *9* — *Mastogloia elliptica* var. *densei*, *10* — *M. smithii* var. *amphicephala*, *11* — *Amphiprora paludosa*, *12* — *Amphora libyca*, *13* — *Cymebella affinis*, *14* — *C. pusilla*, *15* — *Epithemia turgida* var. *turgida*, *16* — *Rhopalodia gibba* var. *ventricosa*, *17* — *Nitzschia obtusa* var. *obtusa*, *18* — *N. punctata* var. *aralensis*, *19* — *Campylodiscus clypeus* var. *bicostatus*. Шкала, мкм: *1*, *6*, *17*=1; *3*, *4*, *5*, *7*=5; *2*, *8*—*16*, *18*, *19*=10.

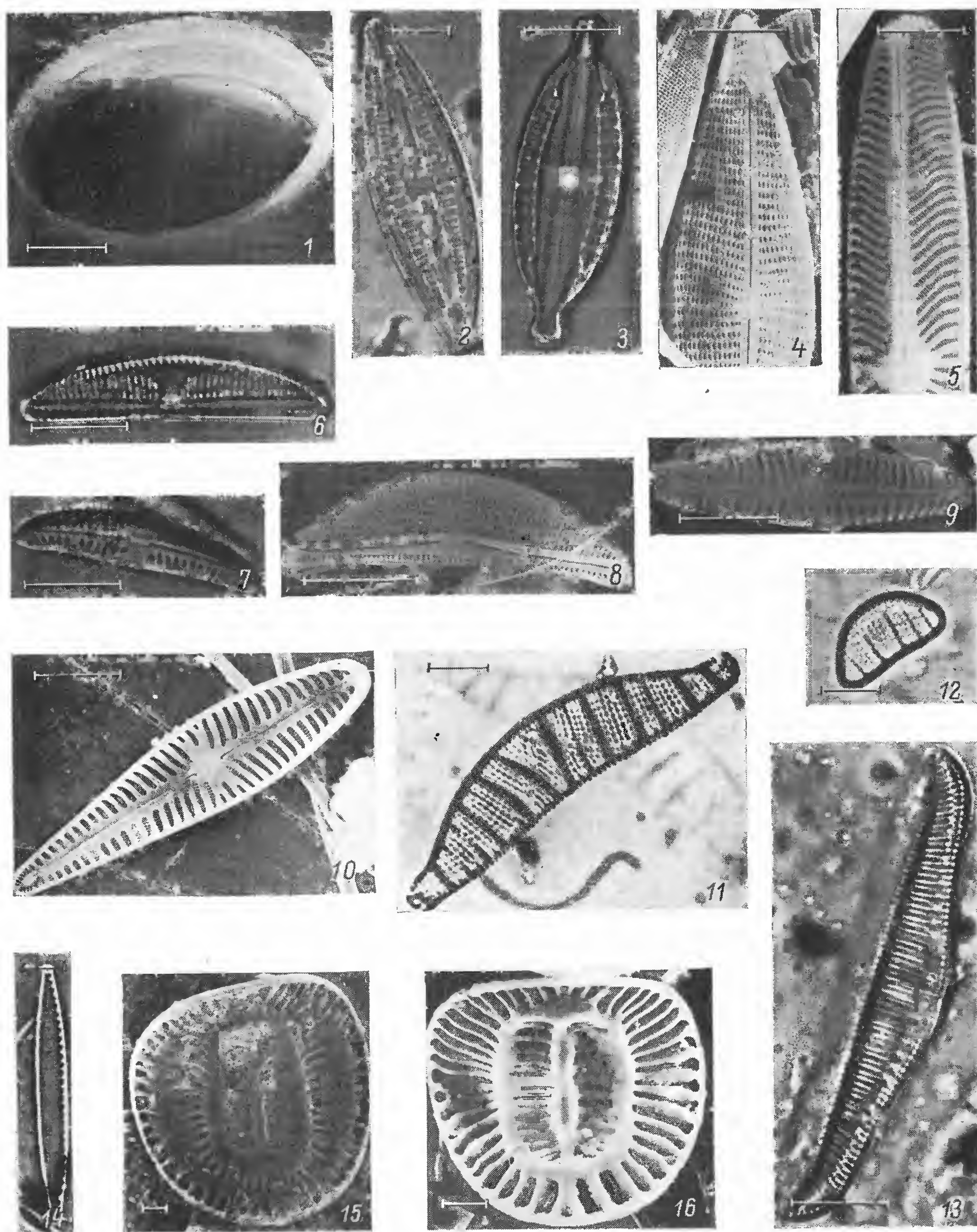


Таблица II. Осенний комплекс диатомовых водорослей Восточного Балхаша.

1 — *Thalassiosira bramaputrae* var. *bramaputrae*, *2* — *Mastogloia braunii*, *3* — *M. smithii* var. *amphicephala*, *4* — *Navicula halophila* var. *halophila*, *5* — *N. oblonga*, *6* — *Amphora libyca*, *7* — *A. pediculus*, *8* — *A. veneta* var. *subcapitata*, *9* — *Cymbella lacustris*, *10* — *Gomphonema olivaceum* var. *calcareum*, *11* — *Epithemia argus* var. *argus*, *12* — *E. intermedia*, *13* — *Rhopalodia gibba* var. *ventricosa*, *14* — *Nitzschia frustulum* var. *frustulum*, *15* — *Campylodiscus clypeus* var. *clypeus*, *16* — *C. clypeus* var. *bicostatus*. Шкала, мкм: *1—3, 5—9, 11, 13, 15, 16*=10; *4, 10, 14*=5.

1 р. 90 к.

Индекс
70056

Ботанический журнал, 1986, т. 71, 5, 569—712